

SÉRIE A, N° 3454.
N° D'ORDRE : 4326.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Cécile NOIROT née TIMOTHÉE

Première thèse. — ÉTUDE D'UNE FAMILLE DE CILIÉS : LES
« OPHRYOSCOLECIDAE ». STRUCTURES ET ULTRASTRUCTURES.

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 18 OCT. 1960 devant la Commission d'examen :

M. GRASSÉ *Président.*

M. DRACH.....

M. COUTEAUX.....

} *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1960

SÉRIE A, N° 3454.
N° D'ORDRE: 4326.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Cécile NOIROT née TIMOTHÉE

Première thèse. — ÉTUDE D'UNE FAMILLE DE CILIÉS: LES
«OPHRYOSCOLECIDAE». STRUCTURES ET ULTRASTRUCTURES.

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **28 OCT. 1960** devant la Commission d'examen :

M. GRASSÉ	<i>Président.</i>
M. DRACH	} <i>Examineurs.</i>
M. COUTEAUX	

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1960

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

MM.		MM.	
G. JULIA	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	JACQUINOT	T Spectroscopie et Physique céleste.
DE BROGLIE	T Théories physiques.	VASSY	T Physique de l'atmosphère.
PRENANT	T Anatomie et Histologie comparées.	DESTOUCHES	T Théories physiques.
PÉRÈS	T Mécanique des fluides et applications.	M. PRUVOST	T Géologie.
BARRABE	T Géologie structurale et Géologie appliquée.	AMIEL	T Chimie générale.
BOURCART	T Géographie physique et Géologie dynamique.	HOCART	T Minéralogie.
PLANTEFOL	T Botanique.	J.-P. MATHIEU	T Physique (option) (Orsay).
GRASSÉ	T Évolution des êtres organisés.	COUTEAUX	T Biologie animale (P. C. B.).
PRÉVOST	T Chimie organique.	MAY	T Zoologie (Orsay).
BOULIGAND	T Application de l'analyse à la Géométrie.	CHOQUET	T Théorie des fonctions et Topologie.
CHAUDRON	T Chimie appliquée.	FELDMANN	T Biologie végétale marine.
WYART	T Minéralogie.	GUINIER	T Physique des solides.
TEISSIER	T Zoologie.	JOST	T Physiologie comparée.
MANGENOT	T Biologie végétale.	FORTET	T Calcul des probabilités et Physique mathématique.
P. AUGER	T Physique quantique et relativité.	SCHWARTZ	T Calcul différentiel et intégral.
MONNIER	T Physiologie générale.	CHOUARD	T Physiologie végétale.
PIVETEAU	T Paléontologie.	MALAVARD	T Aviation.
ROCARD	T Physique (E. N. S.).	BRELOT	T Calcul différentiel.
H. CARTAN	T Mathématiques (E. N. S.).	NORMANT	T Synthèse organique.
LAFFITTE	T Chimie générale.	BENARD	T Chimie minérale.
FAVARD	T Géométrie supérieure.	BUVAT	T Botanique (E. N. S.).
COULOMB	T Physique du Globe.	DUGUE	T Statistiques mathématiques.
M ^{lle} COUSIN	T Biologie animale (S. P. C. N.).	GELOSO	T Chimie (S. P. C. N.).
CHRÉTIEN	T Chimie minérale.	SOULAIRAC	T Psychophysiologie.
P. DRACH	T Zoologie.	ULRICH	T Physiologie végétale.
KASTLER	T Physique (E. N. S.).	MARÉCHAL	T Optique théorique et appliquée.
ÉPHRUSSI	T Génétique.	KIRRMANN	T Théories chimiques.
WURMSER	T Biologie physicochimique.	CHADEFAUD	T Botanique.
RIVIÈRE	T Géologie (S. P. C. N.) (Orsay).	M ^{lle} LE BRETON	T Physiologie générale.
GAUTHERET	T Biologie végétale (P. C. B.).	SALEM	T Mathématiques générales.
LUCAS	T Recherches physiques.	LELONG	T Mathématiques générales.
A. THOMAS	T Biologie cellulaire.	DEVILLERS	T Anatomie et Histologie comparées.
ARNULF	T Optique appliquée.	EHRESMANN	T Topologie algébrique.
M. MORAND	T Enseignement de Physique.	FRANÇON	T Physique (S. P. C. N.).
SOLEILLET	T Physique (P. C. B.).	GLANGEAUD	T Géographie physique et Géologie dynamique.
FORTIER	T Mécanique expérimentale des fluides.	GODEMENT	T Mathématiques (M. G. P.).
DANJON	T Astronomie.	PISOT	T Technique mathématique de la Physique.
PETIT	T Biologie maritime.	E. ROCHE	T Géologie.
QUENEY	T Météorologie et Dynamique atmosphérique.	SCHATZMANN	T Astrophysique.
GALLIEN	T Embryologie.	TERMIER	T Paléontologie stratigraphique.
EICHORN	T Biologie végétale (S. P. C. N.).	ZAMANSKY	T Mathématiques générales.
DE CUGNAC	T Biologie végétale (S. P. C. N.).	LENNUIER	T Physique (M. G. P.).
M ^{lle} CAUCHOIS	T Chimie-Physique.	RIZET	T Génétique.
THELLIER	T Physique du Globe.	ROUTHIER	T Géologie appliquée.
L'HÉRITIER	T Génétique.	M ^{me} TONNELAT	T Relativité.
GRIVET	T Radio-électricité.	DIXMIER	T Mathématiques (M. P. C.).
PONCIN	T Mécanique générale.	SOUCHAY	T Chimie générale.
DUBREIL	T Arithmétique et Théorie des nombres.	AIGRAIN	T Électrotechnique générale.
QUELET	T Chimie organique.	BRUSSET	T Chimie minérale.
CAGNIARD	T Géophysique appliquée.	M. LÉVY	T Physique théorique des hautes énergies.
CHAMPETIER	T Chimie macromoléculaire.	M ^{me} CHAIX	T Chimie biologique.
CUVILLIER	T Micropaléontologie.	M ^{me} HUREL-PY	T Biologie végétale (P. C. B.).
JUNG	T Pétrographie.	PIAUX	T Chimie (M. P. C.).
TRILLAT	T Microscopie et diffraction électronique.	BRUN	T Mécanique expérimentale des fluides.
WIEMANN	T Chimie organique et structurale.	LEDERER	T Chimie biologique.
		M ^{me} DUBREIL	T Mathématiques.
		M ^{me} LELONG	T Mathématiques (E. N. S.).
		BELLAIR	T Géologie (S. P. C. N.).
		COTTE	T Physique (Orsay).



MM.

DUBOIS (J. E.) . . .	T	Chimie organique.
LAMOTTE		Zoologie (E. N. S.).
MICHEL (André) . . .	T	Chimie (S. P. C. N.).
OLMER	T	Énergétique générale.
ROUAULT	T	Physique générale.
GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ		Chimie physique.
BROSSEL		Physique atomique.
BUSER		Physiologie comparée.
CAMUS		Physiologie végétale (3 ^e cycle).
CASTAING		Physique générale.
CURIEN		Minéralogie et cristallographie.
MOYSE		Physiologie végétale (Orsay).
PANNETIER		Chimie (S. P. C. N.).
POSSOMPES		Zoologie.
PULLMANN		Chimie théorique.
TEILLAC		Physique nucléaire et Radio-activité.
TONNELAT		Biologie physico-chimique.
VILLE	T	Économétrie.
WILLEMART		Chimie (P. C. B.).
DODÉ	T	Chimie (S. P. C. N.) (Orsay).
FREYMANN	T	Physique générale.
GUINOCHET	T	Biologie végétale (Orsay).
ROLLET	T	Chimie (P. C. B.).
M ^{lle} JOSIEN	T	Chimie (P. C. B.).
CHEVALLEY	T	Géométrie algébrique et Théorie des groupes.

MM.

ARNOULT	T	Électronique.
CHAPELLE	T	Physique (M. P. C.) (Orsay).
DELANGE	T	Mathématiques (Orsay).
DENY	T	Mathématiques (M. G. P.).
GERMAIN	T	Mécanique théorique des fluides.
G. LUCAS	T	Géologie.
ALLARD		Chimie-Physique.
BERTHELOT		Physique nucléaire et Radio-activité.
BRICARD		Météorologie et Physique de l'atmosphère.
M ^{me} ALBE-FESSARD		Psycho-Physiologie.
FRIEDEL		Physique des Solides.
M. JULIA		Étude des Molécules organiques complexes.
LENDER		Biologie animale (S. P. C. N.) (Orsay).
MAGAT		Physico-chimie des Rayonn.
M ^{lle} QUINTIN		Électrochimie.
MONOD	T	Chimie du métabolisme.
BENOIT	T	Physiologie animale.
DE POSSEL	T	Analyse numérique.
CHARLOT	T	Chimie analytique.
HAÏSSINSKY	T	Radiochimie.
LEMEÉ	T	Physiologie (B. M. P. V.).
GUERIN	T	Chimie (M. P. C.).

Secrétaire général C. MONIER.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

ÉTUDE D'UNE FAMILLE DE CILIÉS : LES « OPHRYOSCOLECIDAE ». STRUCTURES ET ULTRASTRUCTURES

Par C. NOIROT-TIMOTHÉE

Sommaire.

INTRODUCTION	533
A. Historique	533
B. Matériel	535
C. Techniques	535
1° Conservation (535) ; 2° Étude sur le vivant (536) ; 3° Examen microscopique après fixation et coloration (536) ; 4° Étude au microscope électronique (537).	
Chapitre I. — Morphologie générale et systématique	539
A. DESCRIPTION D'UNE ESPÈCE TYPE : <i>Eudiplodinium medium medium</i>	539
1° Forme et orientation (539) ; 2° Zones ciliaires (540) ; 3° Organisation générale et emplacement des organites (541).	
B. APERÇU SYSTÉMATIQUE	542
1° La famille des Ophryoscolecidae Stein 1858	542
a) Classification de Dogiel (1927) (543) ; b) Classification de Kofoid et Mac Lennan (1930-1933) (545) ; c) Modifications apportées à ces systèmes (546) ; d) Classification proposée (547).	
2° La position des Ophryoscolecidae par rapport aux autres Ciliés.....	548
Chapitre II. — Ciliature et infraciliature	551
A. MORPHOLOGIE DES ZONES CILIAIRES ET DIVISION	551
1° Étude des différents genres pendant l'interphase	551
a) <i>Entodinium</i> (551) ; b) <i>Diplodinium</i> (552) ; c) <i>Epidinium</i> (554) ; d) <i>Ophryoscolex</i> (555) ; e) Conclusion (557).	
2° Formation des nouvelles zones ciliaires au cours de la division.....	558
a) <i>Entodinium</i> (558) ; b) Étude comparative des autres genres (560) : — <i>Diplodinium</i> (560), — <i>Epidinium</i> (564), — <i>Ophryoscolex</i> (565) ; c) Conclusion (566).	
3° Existe-t-il une infraciliature somatique?	567
ANNALES DES SC. NAT., ZOOL., 12 ^e série, 1960.	II, 38

B. ÉTUDE CYTOLOGIQUE DES ZONES CILIAIRES	568
1° <i>Cirres ou membranelles ?</i> (568) ; 2° <i>Infraciliature et baguettes infraciliaires</i> (569).	
C. ULTRASTRUCTURE DES ZONES CILIAIRES	570
1° <i>Le cil</i> (570) ; 2° <i>Le blépharoplaste</i> (570) ; 3° <i>Les baguettes infraciliaires</i> (572) ; 4° <i>Le groupement des cils</i> (573) ; 5° <i>Fibres cinétodesmiennes</i> (574) ; 6° <i>Discussion de quelques problèmes</i> (574) : a) L'ultrastructure des blépharoplastes (574), b) La continuité génétique des blépharoplastes (575), c) Comment se forme un nouveau blépharoplaste ? (576).	
Chapitre III. — Surfaces limitantes	578
A. LA CUTICULE	578
1° <i>Étude au microscope optique</i>	578
a) Chez <i>Eudiplodinium medium</i> (578) ; b) Chez les autres <i>Ophryoscolecidae</i> .	579
2° <i>Étude au microscope électronique</i>	580
3° <i>Discussion</i>	581
a) Comparaison entre les données de l'optique et celles de l'électronique (581) ; b) Notre interprétation et celle de nos prédécesseurs (582) ; c) Valeur et comparaison (584).	
B. LA LIMITE ECTOPLASME-ENDOPLASME, L'ŒSOPHAGE ET LE RECTUM	585
1° <i>Valeur des deux couches cytoplasmiques des Ophryoscolecidae</i>	585
a) Étude d' <i>Eudiplodinium medium</i> (585) ; 2° Les autres <i>Ophryoscolecidae</i> . Discussion	586
2° <i>Structure de la limite ectoplasme-endoplasme</i>	588
a) Microscopie optique (588) : — Cas d' <i>Eudiplodinium medium</i> (588), — Autres espèces et discussion (590) ; b) Microscopie électronique (591).	
3° <i>L'œsophage</i>	593
a) Microscopie optique (593) : — Cas d' <i>Eudiplodinium medium</i> (593), — Autres espèces (596), — Discussion (598) ; b) Microscopie électronique (599) : — Partie moyenne de l'œsophage (599), — Œsophage antérieur et infundibulum (600).	
4° <i>Le rectum</i>	602
a) Microscopie optique (602) : — Cas d' <i>Eudiplodinium medium</i> (602), — Les autres espèces (602) ; b) Microscopie électronique (602).	
C. INTERPRÉTATION GÉNÉRALE ET CONCLUSIONS	603
Chapitre IV. — Vacuoles contractiles	605
A. ÉTUDE AU MICROSCOPE OPTIQUE	605
1° Cas d' <i>Eudiplodinium medium</i> (606) : a) Structure des vacuoles au stade quiescent (606), b) Cycle (607) ; 2° <i>Autres espèces</i> (609) ; 3° <i>Discussion</i> (611).	
B. ÉTUDE AU MICROSCOPE ÉLECTRONIQUE	612
1° <i>Description</i> (612) ; 2° <i>Discussion</i> (613).	

Chapitre V. — Plaques squelettiques et réserves polysaccharidiques	615
A. PLAQUES SQUELETTIQUES	615
1° <i>Forme et structure</i>	615
a) Microscopie optique (615) : — <i>Eudiplodinium medium</i> (615), — Autres espèces (616) ; b) Microscopie électronique (618).	
2° <i>Caractéristiques histochimiques</i>	618
3° <i>Discussion</i>	620
a) Nature des plaques squelettiques (620) ; b) Ces plaques ont-elles réellement un rôle de soutien ? (621).	
4° <i>Les plaques squelettiques lors de la division</i>	622
a) <i>Eudiplodinium maggii</i> (623) ; b) Autres espèces (624) ; c) Discussion (625).	
B. RÉSERVES POLYSACCHARIDIQUES	625
1° <i>Morphologie</i> (625) : a) <i>Eudiplodinium medium</i> (625), b) Autres espèces (626) ; 2° <i>Caractéristiques histochimiques</i> (626) ; 3° <i>Discussion</i> (626).	
C. CONCLUSIONS.....	627
Chapitre VI. — Systèmes fibrillaires	629
A. FIBRES RÉTROCILIAIRES	629
1° <i>Microscopie optique</i>	629
a) <i>Eudiplodinium medium</i> (629) ; b) Autres espèces (631) : — <i>Entodinium</i> (631), — <i>Diplodinium</i> (631), — <i>Epidinium</i> (633), — <i>Ophryoscolex</i> (634).	
2° <i>Microscopie électronique</i>	634
3° <i>Insertion</i>	634
4° <i>Discussion</i>	635
B. AUTRES FIBRES SIDÉROPHILES	637
1° <i>Anneau péri-œsophagien</i> (637) ; 2° <i>Fibres épisquelettiques</i> (637) ; 3° <i>Cor-dons circumciliaires</i> (639) : a) Observations (639), b) Discussion (641) ; 4° <i>Fibres rectales</i> (641) ; 5° <i>Fibres caudales des Ophryoscolex</i> (642).	
C. FIBRES ARGYROPHILES	643
1° <i>Microscopie optique</i>	643
a) Étude d'un exemple : <i>Eudiplodinium medium</i> (643) : — Fibres de l'ensemble adoral (643), — Fibres de l'ensemble dorsal (645), — Fibres rectales (645) ; b) Étude comparative chez les autres espèces (646) : — <i>Entodinium</i> (646), — <i>Diplodinium</i> (646), — <i>Epidinium</i> (647), — <i>Ophryoscolex</i> (650) ; c) Vue d'ensemble (652).	
2° <i>Microscope électronique</i>	652
3° <i>Discussion</i>	653
a) Fibres argyrophiles et fibres sidérophiles (653) ; b) Rapports des fibres argyrophiles avec les autres organites (654) ; c) Rôle possible du système argyrophile (654).	
Chapitre VII. — Chondriome, appareil de Golgi, ergastoplasme et autres inclusions cytoplasmiques	657
A. CHONDRIOME.....	657
1° <i>Observations</i> (657) ; 2° <i>Discussion</i> (658).	

B. APPAREIL DE GOLGI	660
1° <i>Rappel historique</i> (660) ; 2° <i>Observations</i> (662) : a) Microscopie optique (662), b) Microscopie électronique (663) ; 3° <i>Discussion</i> (663).	
C. ERGASTOPLASME	665
1° <i>Rappel historique</i> (665) ; 2° <i>Observations</i> (666) ; 3° <i>Discussion</i> (667).	
D. AUTRES INCLUSIONS DU CYTOPLASME	668
1° <i>Vacuome</i> (668) ; 2° <i>Vacuoles alimentaires</i> (668) ; 3° <i>Reticulum endoplasmique</i> (669).	
E. CONCLUSION	669
Chapitre VIII. — Appareil nucléaire	670
A. DURANT L'INTERPHASE	670
1° <i>Le macronucleus</i> (670) ; 2° <i>Le micronucleus</i> (671).	
B. AU COURS DE LA DIVISION	672
1° <i>Le macronucleus</i> (672) ; 2° <i>Le micronucleus</i> (673).	
C. LORS DE LA CONJUGAISON	674
Chapitre IX. — Caractères généraux et évolution des <i>Ophryoscolecidae</i>	678
A. PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DES « OPHRYOSCOLECIDÆ »	678
1° <i>Organisation générale</i> (678) ; 2° <i>Zones ciliaires</i> (679) ; 3° <i>Principales inclusions</i> (680).	
B. ÉVOLUTION DE LA FAMILLE	681
1° <i>L'orientation du corps</i> (681) ; 2° <i>Évolution des zones ciliaires</i> (682) ; 3° <i>Évolution des autres organites</i> (683) ; 4° <i>Conclusions</i> (683).	
Chapitre X. — Comparaison des <i>Ophryoscolecidae</i> avec les autres Ciliés	685
A. LA CILIATURE	685
B. LE SYSTÈME DIGESTIF	686
C. LES DIFFÉRENCIATIONS FIBRILLAIRES	686
1° <i>Les fibres argyrophiles</i> (686) ; 2° <i>Les fibres rétrociliaires</i> (687) ; 3° <i>Autres fibres sidérophiles</i> (687).	
D. AUTRES ÉLÉMENTS	688
E. CONCLUSIONS	688
Chapitre XI. — Comparaison des <i>Ophryoscolecidae</i> avec les autres Protistes ...	689
A. CILS ET FLAGELLES	689
B. ORGANITES FIBREUX	690
1° <i>Fibres à structure périodique</i> (690) ; 2° <i>Fibrilles tubulaires</i> (691) ; 3° <i>Cordons fibreux</i> (692).	
C. INCLUSIONS DU CYTOPLASME	692
D. CONCLUSIONS	693

<i>Chapitre XII. — Les Ophryoscolecidæ considérés en tant que cellules ou en tant qu'organismes</i>	694
A. UN OPHRYOSCOLÉCIDE POSSÈDE LES ATTRIBUTS D'UNE CELLULE	694
B. UN OPHRYOSCOLÉCIDE EST UN ORGANISME	696
RÉSUMÉ	698
BIBLIOGRAPHIE	701

AVANT-PROPOS

Ce travail a été réalisé au Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés et au Laboratoire de Microscopie électronique appliquée à la Biologie, sous la direction de M. le professeur P.-P. GRASSÉ, membre de l'Institut, qui fut pour moi un maître extrêmement attentif et bienveillant. En me faisant profiter de sa longue expérience de la Cytologie et de sa connaissance approfondie du monde des Protozoaires, il m'a évité bien des erreurs et des tâtonnements. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma très vive et très sincère gratitude.

M. le professeur E. FAURÉ-FRÉMIET, membre de l'Institut, qui fut mon parrain au C. N. R. S. pendant plusieurs années, a suivi mon travail avec intérêt et sympathie ; je le prie de croire à ma respectueuse reconnaissance.

J'ai trouvé auprès de mon mari, CH. NOÏROT, professeur à la Sorbonne, une aide efficace et constante. Pour ses encouragements et pour ses conseils, toujours fort pertinents, je lui adresse un très affectueux merci.

Les chercheurs du Laboratoire d'Évolution sont trop nombreux pour que je puisse nommer tous ceux qui, d'une manière ou d'une autre, m'y ont rendu service. Qu'ils sachent du moins que j'ai beaucoup apprécié l'atmosphère sympathique et enthousiaste qu'ils ont tous contribué à y faire régner.

Aux techniciens du service de Microscopie électronique, MM. PÉLANNE, POMÈS, DUPUY, ESCAIG et M^{lle} HAYE, qui m'ont apporté leur concours dévoué et compétent ; à M^{lle} CÉZARD et à M^{me} BARRIAND, dont les talents de photographes ont souvent été mis à contribution ; à M^{lle} DAUDET, qui m'a si gentiment aidée pour la partie matérielle de ce travail ; à M. GAY, enfin, qui a bien voulu mettre mes dessins dans leur forme définitive, j'adresse mes très sincères remerciements.

INTRODUCTION

A. Historique.

Comme celui de tous les Mammifères herbivores, le tractus digestif des Ruminants est remarquable par sa longueur et son volume. La panse ou rumen, premier compartiment de l'estomac, est toujours de grande taille ; sa contenance est d'environ 100 litres chez le Bœuf et de 6 litres chez le Mouton. La nourriture végétale ingérée y séjourne assez longtemps et tous les hydrates de carbone y subissent une fermentation ; en particulier, la cellulose est attaquée grâce à la présence d'innombrables Bactéries cellulolytiques. Outre cette flore, la panse héberge normalement, ainsi que le bonnet, une faune infusorienne très abondante et riche en espèces. Tout porte à croire qu'il s'agit de symbiontes. Ces Ciliés se répartissent aisément en deux catégories : les uns sont des Holotriches et appartiennent à la famille des *Isotrichidæ* Bütschli 1888, rangée actuellement dans l'ordre des *Trichostomatida* (CORLISS, 1956, 1957) ; les autres possèdent une ciliature réduite à une ou deux couronnes ciliaires ; pour eux fut créée la famille des *Ophryoscolecidae* Stein 1858, et plus tard le sous-ordre des *Entodiniomorpha* Reichenow 1929 (= ordre des *Entodiniomorphida*, d'après CORLISS). Bien que les *Isotrichidæ* présentent des caractéristiques cytologiques et physiologiques tout à fait dignes d'intérêt, ils sont loin d'avoir suscité autant de recherches que les *Ophryoscolecidae*. Tant par l'abondance de leurs formes que par les détails de leur structure, ceux-ci ont, en effet, retenu l'attention de bien des Protistologues.

Les Ciliés de la panse des Ruminants furent découverts en 1843 par GRUBY et DELAFOND, qui les prirent d'ailleurs pour des Rotifères ; ils n'en donnèrent que des descriptions succinctes, sans nommer les espèces ni les dessiner, mais la voie était ouverte. Les premiers dessins sont dus à COLIN (1854), puis le premier travail de systématique et de morphologie fut entrepris par STEIN (1858, 1859, 1867). On lui doit la création des genres *Entodinium* et *Ophryoscolex*, et celle de la famille des *Ophryoscolecidae*. Ulérieurement, SCHUBERG (1888) détacha le genre *Diploclinium* du genre *Entodinium* avec lequel il était jusqu'alors confondu, puis FIORENTINI (1889, 1890 *a* et *b*) observa et créa bon nombre d'espèces nouvelles, mais commit des erreurs qui furent à l'origine de bien des confusions. En 1923, CRAWLEY sépara le genre *Epidinium* du genre *Ophryoscolex* et BUISSON découvrit le nouveau genre *Opisthotrichum*. L'une des contributions les plus importantes à la connaissance systématique des *Ophryoscolecidae* fut celle du grand Protistologue russe V. A. DOGIEL : 118 formes sont décrites dans sa magistrale « Monographie der Familie Ophryoscolecidae » (1927) et la classification proposée montre une connaissance extrêmement approfondie de ce groupe complexe. Ce travail ne s'est pas démodé et les travaux ultérieurs de WERTHEIM (1935) et de MORIGGI (1941) n'ont fait que le compléter. Cependant KOFOID et MAC LENNAN (1930, 1932, 1933) ont sérieusement critiqué les principes taxinomiques adoptés par DOGIEL et ont proposé, à l'occasion d'un travail d'ensemble sur les Ciliés de *Bos indicus*, une tout autre classification des *Ophryoscolecidae* ; celle-ci est généralement adoptée par les auteurs de langue anglaise, si bien qu'actuellement certains Ciliés se nomment différemment selon que la référence est faite à DOGIEL ou à KOFOID et MAC LENNAN, ce qui est fort regrettable. Récemment, LUBINSKY (1957 *a, b, c*) a proposé une nouvelle division de la famille en trois sous-familles, mais sans tenir compte de certaines publications antérieures.

D'autre part, toute une série de travaux eurent pour objet de faire le recensement

des Ciliés hébergés par les Ruminants domestiques des différentes contrées, par exemple ceux de DA CUNHA (1914-1918) au Brésil, BECKER et TALBOTT (1927), UZZELL, JONES et BECKER (1950) aux États-Unis, FANTHAM (1926) en Afrique du Sud, HSIUNG (1931, 1932) en Chine, DAS GUPTA (1935) en Inde, JIROVEG (1933) en Tchécoslovaquie, WERTHEIM (1935) en Yougoslavie, MORIGGI (1941) en Italie. D'autres auteurs étudièrent la composition de la faune stomacale des Ruminants sauvages : Cervidés (BUISSON, 1923 *b* ; DOGIEL, 1925 *c*, 1934, 1935 ; WERTHEIM, 1935 ; KUBIKOVA, 1935 ; SLADCEK, 1946 ; BANERJEE, 1955) ; Antilopes (BUISSON, 1923 *a*, 1924 ; DOGIEL, 1925 *a*, 1932 ; MORIGGI, 1940, 1949 ; VAN DER WATH et MYBURGH, 1942 ; TIMOTHÉE, 1955 ; NOIROT-TIMOTHÉE, 1956 *e*, 1959 *b*) ; Chamois (WERTHEIM, 1934 *c* ; CHRISTL, 1955) ; Bouquetin (WERTHEIM, 1933 ; NOIROT-TIMOTHÉE et COUTURIER, 1957 ; CHRISTL, 1958), etc.

Si certaines espèces ont été retrouvées chez la plupart des Ruminants étudiés, d'autres, au contraire, semblent inféodées à une famille ou une sous-famille d'Herbivores, ou n'existent que dans une contrée bien déterminée. D'ailleurs, il faut bien reconnaître que la systématique est souvent peu aisée et la notion d'espèce (ou de forme) difficile à préciser. POLJANSKY et STRELKOW (1938) ont pu montrer expérimentalement que certaines espèces possèdent une forme constante et définie, alors que d'autres se modifient en fonction du régime alimentaire de l'hôte.

Dans le domaine de la morphologie, les premiers travaux de SCHUBERG (1888, 1891), EBERLEIN (1895) et GÜNTHER (1899, 1900) furent consacrés plus particulièrement au plan d'organisation des *Ophryoscolecidae*. Puis vinrent des études cytologiques plus spécialisées. Les différenciations fibrillaires retinrent l'attention de beaucoup et en particulier de SHARP (1914), BRAUNE (1914), REES (1930, 1931), JACOBSON (1931), BRETSCHNEIDER (1931, 1934), FERNANDEZ-GALIANO (1949, 1955 *b*). Les vacuoles pulsiles furent étudiées par KRASCHENNIKOW (1929), HAYE (1930) et MAC LENNAN (1933) ; les plaques squelettiques par DOGIEL (1923), SCHULZE (1924, 1927), TRIER (1926), DOGIEL et FEDOROWA (1925), WEINECK (1931, 1934), MAC LENNAN (1934) et WESTPHAL (1934, 1935). DOGIEL (1925 *b*), dans un mémoire resté célèbre, et WINOGRADOWA (1936) ont minutieusement observé et décrit le processus de la conjugaison. Certains aspects des phénomènes de la division ont retenu l'attention de KRASCHENNIKOW (1955) et de FERNANDEZ-GALIANO (1958).

La physiologie de ces Protozoaires a également fait l'objet de bien des recherches. On a essayé en particulier de définir les rapports existant entre le Ruminant et les Ciliés qu'il héberge. Les revues récentes de HUNGATE (1955) et d'OXFORD (1955) concluent toutes deux qu'il s'agit très vraisemblablement d'une symbiose.

En dépit du grand nombre de travaux consacrés à la cytologie des *Ophryoscolecidae*, bien des questions sont restées obscures et le plus souvent les données des auteurs paraissent être en contradiction. Or ces Ciliés ont un grand intérêt, car ils représentent un des sommets de l'évolution parmi les Unicellulaires ; de plus, la famille est un bel exemple de lignée orthogénétique et l'étude comparée de ses différents membres peut permettre de comprendre certains aspects de la morphologie jusqu'ici énigmatiques, du moins c'est ce que nous avons pensé. Nous nous sommes efforcée de faire une étude très étendue en appliquant le plus grand nombre possible de techniques à un très grand nombre d'espèces, pratiquement à toutes celles rencontrées couramment chez les Ruminants domestiques français. D'autre part, nous avons eu recours aux possibilités nouvelles que le microscope électronique offre aux cytologistes ; en reculant largement les limites du pouvoir séparateur, cet appareil a déjà permis d'apporter une solution à maint problème et son utilisation doit permettre une meilleure compréhension de tous les organismes, en particulier des Protozoaires. Une fois les premières difficultés techniques surmontées, l'interprétation des images s'est avérée fort délicate. Nous avons constamment confronté les données de la microscopie électronique avec celles de la cytologie classique, car il nous a semblé que c'était là un des moyens les plus sûrs d'éviter les erreurs de compréhension. Mais nous manquions d'éléments de référence, les travaux sur l'ultrastructure des Protozoaires étant encore peu nombreux. Afin de pallier cette difficulté, nous avons nous-même étudié d'autres Ciliés : tout d'abord les *Isotrichidae* qui se trouvaient dans le matériel récolté avec nos *Ophryoscolecidae* (NOIROT-

TIMOTHÉE, 1958 c) ; puis des Ciliés du cæcum du Cheval, à savoir des *Cycloposthiidæ*, très voisins des *Ophryoscolecidæ*, et des Holotriches *Butschliidæ* et *Paraisotrichidæ* ; et aussi des Paramécies. Nous avons également fait quelques observations sur l'ultra-structure de certains Flagellés commensaux : les Opalines du genre *Opalina ranarum*, qui vivent dans le rectum de divers Batraciens (NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 d et 1959 a), et les Flagellés de la panse rectale d'un Terme cambodgien, *Cryptotermes brevis* (*Devescovina striata*, *Calonympha* sp. et *Oxymonas* sp.). Grâce aux documents ainsi recueillis, nous voudrions, tout en présentant une étude d'ensemble sur la cytologie des principales espèces d'*Ophryoscolecidæ*, essayer de dégager ce qui est propre à ces organismes et ce qui a une valeur plus générale.

B. Matériel.

Les *Ophryoscolecidæ* sont normalement très nombreux dans la panse et le bonnet des Ruminants et il est théoriquement facile de les recueillir dans de bonnes conditions. Cependant, surtout à Paris, il arrive que les animaux abattus n'aient pas été alimentés depuis plus de vingt-quatre heures et qu'on leur ait seulement donné à boire. La panse de ces animaux, facilement reconnaissable car son contenu est très liquide, ne livre jamais qu'un matériel médiocre.

Le plus rapidement possible après la mort du Bœuf ou du Mouton, on ouvre la panse et on en presse le contenu entre les mains afin d'en exprimer la partie liquide. Celle-ci est recueillie dans une boîte isotherme, genre « thermos », que l'on ferme soigneusement. Le matériel est ainsi rapporté au laboratoire où sont pratiqués les fixations et les examens *in vivo*. Des fixations de contrôle, faites sur place aux abattoirs, nous ont prouvé que cette technique était correcte.

Nous avons étudié environ 110 échantillons de contenu de panse, soit de Bœuf, soit de Mouton (certains, de qualité médiocre, n'ont pas été catalogués, d'où l'imprécision du chiffre). La plupart furent prélevés aux Abattoirs de l'Assistance publique de Vaugirard à Paris ; d'autres aux Abattoirs des Eyzies (Dordogne), lors de deux séjours à la Station biologique de ce pays ; d'autres enfin au Laboratoire de Zootechnie de l'INRA à Jouy-en-Josas (Seine-et-Oise), où nous avons pu profiter de conditions matérielles particulièrement favorables.

C. Techniques.

1° Conservation. — Au laboratoire, les Ciliés sont conservés ou bien dans la boîte Thermos qui a servi au transport, ou bien dans une étuve à 38° C. Dans l'un comme dans l'autre cas, il importe que le récipient soit bien fermé, car ces organismes anaérobies sont encore plus sensibles à l'action de l'air qu'à celle de la température. Mais les fermentations qui se poursuivent provoquent un dégagement gazeux qui, bien souvent, fait sauter le bouchon. On peut évidemment conserver le matériel sous atmosphère d'azote et de gaz carbonique, mais le mieux est de procéder rapidement aux observations et aux fixations ; en principe, nous avons toujours réalisé ces dernières dans un délai de moins de six heures après l'abattage.

Une filtration sur tamis permet d'éliminer les fragments végétaux les plus importants ; on peut la faire suivre d'une séparation galvanotrope suivant la technique décrite par MASSON, IGGO, REID et MANN (1952), qui permet de recueillir les Ciliés dans une solution physiologique adéquate, par exemple celle de HUNGATE (1942), dont voici la composition :

ClNa	6 g
CO ₃ HNa	1 g
PO ₄ H ₂ K	1 g
SO ₄ Mg	0,1 g
Cl ₂ Ca	0,1 g
Eau distillée	1 000 cm ₃

Nous utilisons un tube de verre de 15 mm de diamètre interne fermé en son milieu par un robinet et dont les extrémités sont recourbées vers le haut (fig. 1). Les électrodes plongent chacune dans l'un des compartiments. Au début, le robinet étant ouvert, on remplit le tout de solution physiologique à 38° C ; puis on ferme le robinet, on vide le compartiment anodique et on y introduit le contenu de panse sommairement filtré. L'appareil est ensuite placé dans un bain-marie à 38° C. Les électrodes sont réunies à un générateur de courant continu ; un rhéostat et un ampèremètre permettent de régler l'intensité du courant. Dès que le robinet est ouvert, les Ciliés commencent à émigrer vers la cathode ; avec un éclairage convenable, on peut même les observer à l'œil nu, du moins les plus gros d'entre eux. Les *Isotrichidæ* passent les premiers, puis les grands *Ophryoscolecidæ* et enfin les plus petits (*Entodinium* principalement). Pour obtenir un

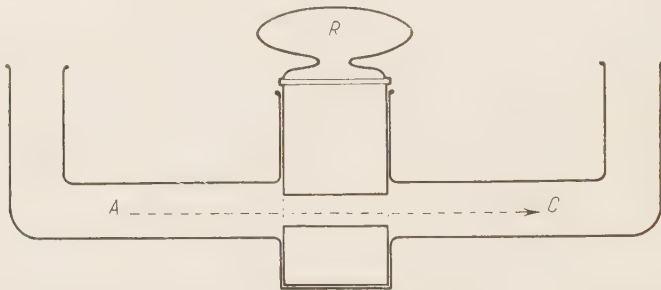


FIG. 1. — Schéma du tube utilisé pour le tri galvanotrophique. — A, compartiment anodique ; B, compartiment cathodique ; R, robinet. La flèche indique le sens du déplacement des Ciliés.

échantillon complet, il faut environ huit à dix minutes avec une tension de 45 volts et une intensité de 5 milliampères.

2° Étude sur le vivant. — Une observation préliminaire du matériel vivant est toujours faite ; elle permet de vérifier que celui-ci est en bon état et d'établir la composition de la population.

Beaucoup d'autres renseignements sont obtenus par l'étude *in vivo* ; ceux-ci sont d'ailleurs indispensables à la bonne compréhension des préparations cytologiques. Le microscope à contraste de phase n'offre pas d'avantages, car, avec les plus grandes espèces d'*Ophryoscolecidæ*, les plus évoluées donc les plus intéressantes, l'effet de halo est très marqué. De plus, la grande quantité d'inclusions alimentaires et de réserves opacifie considérablement le cytoplasme.

Comme colorations vitales, nous avons employé principalement :

— Le rouge neutre, ou bien à la concentration de 1/1 000 dans le liquide physiologique de Hungate, ou bien en solution alcoolique ; une goutte est alors placée sur la lame et on la laisse s'évaporer complètement avant d'ajouter les Ciliés ;

— Le vert janus B à 0,1-0,5 p. 100 ou en solution alcoolique employée comme pour le rouge neutre.

Deux colorations extemporanées nous ont beaucoup servi : le vert de méthyle acétique pour l'appareil nucléaire, et surtout le lugol, qui révèle les plaques squelettiques et les réserves polysaccharidiques.

3° Examen microscopique après fixation et coloration. — La bonne compréhension de la cytologie des *Ophryoscolecidæ* exige que son étude soit faite concurremment sur frottis ou montages *in toto* et sur coupes. Nous avons pratiqué :

— Des frottis humides sur lamelles ;

— Des montages *in toto* : les Ciliés peuvent être ou bien enrobés dans la gélose suivant la technique de CHATTON et LWOFF (1936) ou bien collés sur lame par de l'albumine glycinée que l'on fait coaguler par l'alcool à 70°, et ensuite colorés comme on

le désire ; ou encore on procède à la coloration, à la déshydratation et à l'éclaircissement en tube à centrifuger ou en salière (en procédant par décantation) et les Infusoires ainsi préparés sont montés au baume ;

— Des coupes sériées de 5, 7 ou 10 μ , après double inclusion à la gélose-paraffine suivant CHATTON et LWOFF (1936) ; on peut ainsi couper des Ciliés triés à la pipette sous loupe binoculaire et orientés dans le bloc de gélose, ou bien tout un culot de centrifugation.

Nous avons eu recours à des *fixateurs variés*. Pour le travail de la morphologie courante et la conservation de nos échantillons, nous avons employé le Duboscq-Brasil ou Bouin alcoolique et le formol à 10 p. 100. Ce fixateur est également indispensable pour les frottis humides destinés à être imprégnés par le carbonate d'argent ammoniacal. Le Bouin alcoolique permet une bonne étude des formations fibrillaires, cependant des résultats plus fins ont été obtenus après usage du Bouin-Hollande, du Zenker ou du Helly. Le sublimé acétique ou alcoolique suivant Schaudinn nous a paru fort bien convenir pour l'étude du noyau.

Parmi les fixateurs à base d'acide osmique, c'est le mélange de Champy qui s'est révélé le meilleur pour la mise en évidence du chondriome et celui de Mann pour l'appareil de Golgi. Le Flemming avec ou sans acide acétique, le Hirschler, l'Altmann, etc., ont donné de moins bons résultats, de même que le Regaud. Les fixations aux vapeurs osmiques ont toujours été très décevantes.

Voici maintenant les *colorations* que nous avons plus spécialement employées :

— Pour les montages *in toto*, le carmin chlorhydrique ou acétique, l'hématoxyline d'Ehrlich ou de Delafield, l'hématoxyline-éosine. Un simple brunissement par la quinine ou l'acide pyrogallique peut rendre service ;

— Pour les coupes : d'abord et avant tout, l'hématoxyline ferrique de Heidenhain avec ou sans coloration ultérieure par l'éosine ; l'hématoxyline après mordantage par la *liquor ferri sulfurici oxydati* pour l'étude des systèmes fibrillaires ; la triple coloration de Mallory en donne également de belles images mais moins agréables à lire.

Les mitochondries ont été colorées soit par l'hématoxyline suivant Regaud, soit par le violet cristal suivant Benda, soit encore par la fuchsine acide anilinée suivant Altmann ou Küll-Champy.

Pour la mise en évidence de l'appareil de Golgi, nous avons imprégné nos Ciliés par l'acide osmique 1 p. 100 à la température du laboratoire ou à l'étuve à 37°, après fixation par les mélanges de Hirschler ou, mieux, de Mann ; ces mêmes méthodes révèlent les structures périvacuolaires.

Parmi les techniques d'imprégnation argentiques, nous avons essayé celle de Chatton, celle à l'argent réduit de Cajal et diverses variantes de celle d'Achucarro. Seule l'utilisation du carbonate d'argent ammoniacal pyridiné suivant del RIO HORTEGA (1926) nous a donné de bons résultats ; c'est l'unique moyen connu de mettre en évidence le réseau des fibres argyrophiles.

Diverses techniques histochimiques ont été également mises en œuvre :

— Celle de Feulgen et, accessoirement, celle de Brachet au vert de méthyle-pyronine pour la détection des acides nucléiques ;

— Les réactions d'Hotchkiss-Mac Manus (PAS) et de Bauer pour les polysaccharides ;

— Quelques réactions des protéines et plus particulièrement celle de MAZIA, BREWER et ALFERT (1953) au bleu de bromophénol mercurique.

Nous avons tenté la recherche des lipides par le noir Soudan avec ou sans oxydation préalable ; celle des groupements -SH par les techniques de CHÈVREMONT et FRÉDÉRICQ (1943) au ferricyanure ferrique, et de GOMORI (1956) au pourpre de tétrazolium ; et enfin celle des phosphatases alcalines et acides suivant GOMORI.

4° Étude au microscope électronique. — Il importe dans ce cas, plus encore peut-être que pour le travail cytologique classique, de fixer un matériel impeccable, donc d'opérer le plus rapidement possible après la récolte. Les Ciliés sont isolés dans la solution physiologique de Hungate, centrifugés et fixés. Seul l'acide osmique à 2 p. 100

additionné d'un égal volume de tampon au véronal sodique et acétate de sodium, suivant PALADE (1952), nous a donné des résultats acceptables ; encore furent-ils très inconstants et irréguliers, même au sein d'un échantillon donné. A partir de trois quarts d'heure, la fixation semble satisfaisante, mais elle peut être poursuivie pendant une heure et demie sans inconvénients. D'autres fixateurs ont été essayés, en particulier celui de DALTON (1952), qui semble obscurcir passablement le hyaloplasme, et le permanganate de potassium suivant LUFT (1956), sans résultat.

Puis le matériel, lavé rapidement à l'eau distillée, est déshydraté progressivement en passant par la série des alcools : 30, 50, 70, 80, 90, 95 et 100°. Toutes les opérations sont faites en tubes à centrifuger ; chaque bain dure de dix à quinze minutes. Trois ou quatre bains d'alcool absolu sont nécessaires, puis on passe dans un mélange à parties égales d'alcool absolu et de méthacrylate de *n*-butyle (trente minutes) ; après deux bains d'une heure dans le méthacrylate pur, on fait passer le matériel dans le méthacrylate additionné de catalyseur (2 p. 100 de luperco ou de peroxyde de benzoyle) pendant au moins quarante-cinq minutes ; enfin l'inclusion est faite dans des capsules de gélatine qui sont portées à l'étuve à 56° C pendant vingt-quatre à quarante-huit heures, pour permettre la polymérisation du monomère. Suivant la provenance du méthacrylate, on obtient une dureté suffisante des blocs polymérisés en utilisant le méthacrylate de butyle seul, ou bien il convient de l'additionner d'une quantité variable de méthacrylate de méthyle (5 à 10 p. 100).

Les coupes ont été faites au couteau de verre monté sur microtome Porter-Blum, sélectionnées suivant leur couleur et recueillies sur des grilles recouvertes d'un film de formvar ou, plus rarement, d'une pellicule de carbone.

Le contraste, parfois insuffisant, des préparations peut être augmenté en laissant les Ciliés pendant trente à quarante-cinq minutes dans l'alcool à 70 additionné d'acétate d'urane (0, 5 p. 100) et d'acide phosphotungstique (1 p. 100) (WOHLFARTH-BOTTERMANN, 1957).

Les préparations ont été examinées sur deux microscopes R.C.A., l'un du type EMU 3 A, l'autre du type EMU 3 B.

L'étude des autres Protozoaires, que nous avons entreprise afin d'obtenir quelques éléments de comparaison directe, a été faite dans des conditions analogues ; toutefois, pour les Paramécies et les Flagellés de Termites, le temps de fixation ne doit pas dépasser quarante-cinq minutes.

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE ET SYSTÉMATIQUE

A. Description d'une espèce type : *Eudiplodinium medium medium*.

Décrite en 1914 par AWERINZEW et MUTAFOWA sous le nom de *Metadinium medium*, cette espèce a été rangée par DOGIEL dans le sous-genre *Eudiplodinium* avec deux formes (f. *medium* et f. *tauricum*). Sous sa forme *medium*, elle représente un matériel d'étude très favorable à cause de sa grande taille et des proportions de ses organites ; c'est pourquoi, en dépit de sa fréquence relativement faible chez les Ruminants domestiques de France, nous avons fait sur elle de nombreuses observations et nous choisissons de la décrire comme espèce type.

1° *Forme et orientation.*

— Le Cilié, de forme relativement constante, est fortement aplati dans un sens que, par convention, on considère comme latéral. Ainsi vu de profil, le corps a une forme sensiblement quadrangulaire ; la partie antérieure est marquée par la présence des zones ciliaires, l'une adorale, l'autre dite dorsale (fig. 2). En dessous de cette dernière se situe le macronucleus allongé ; par définition, le bord dont il est proche est le bord dorsal.

Dans ces conditions, le macronucleus est toujours situé à droite du corps

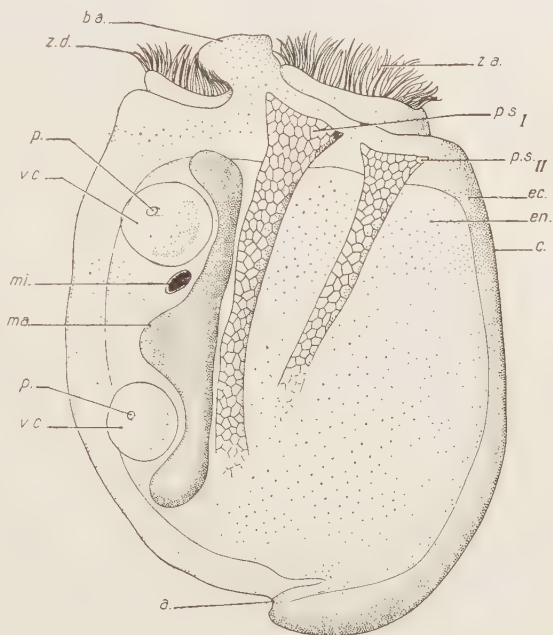


FIG. 2. — *Eudiplodinium medium medium* vu par le côté droit. — a., anus ; b. a., bouchon apical ; c., cuticule ; ec., ectoplasme ; en., endoplasme ; ma., macronucleus ; mi., micronucleus ; p., pores des vacuoles contractiles ; p. s. I et p. s. II, plaques squelettiques I (primitive) et II (carine) ; v. c., vacuoles contractiles ; z. a., zone ciliaire adoral ; z. d., zone ciliaire dorsale. (× 330).

et dans sa moitié dorsale. Cette convention a été adoptée par la totalité des auteurs depuis EBERLEIN (1895), à l'exception seulement de LUBINSKY (1957 *b*). Pour celui-ci, le côté macronucléaire est bien dorsal chez *Entodinium*, mais il est ventral pour tous les autres genres et en particulier pour *Diplodinium*, le passage d'un genre à l'autre ayant été accompagné d'un déplacement des organites. Nous aurons l'occasion ultérieurement de discuter cette théorie et de dire pourquoi il n'y a pas lieu de modifier les conventions adoptées (cf. p. 681). Pour nous, comme pour nos prédécesseurs, le macronucleus est *dextro-dorsal*.

2° Zones ciliaires. — Les cils sont groupés en deux zones occupant l'extrémité antérieure du corps et séparées par une protubérance dite

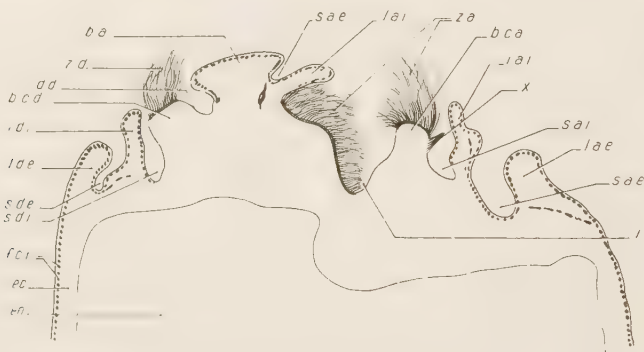


FIG. 3. — *Eudiplodinium medium*. Coupe sagittale de l'extrémité antérieure, les zones ciliaires étant épanouies. — *b. a.*, bouchon apical ; *b. c. a.*, bourrelet ciliifère adoral ; *b. c. d.*, bourrelet ciliifère dorsal ; *d. d.*, disque dorsal ; *ec.*, ectoplasme ; *en.*, endoplasme ; *f. c. i.*, fibres cuticulaires internes ; *i.*, infundibulum ; *l. a. e.*, lèvre adorale externe ; *l. a. i.*, lèvre adorale interne ; *l. d. e.*, lèvre dorsale externe ; *l. d. i.*, lèvre dorsale interne ; *s. a. e.*, sillon adoral externe ; *s. a. i.*, sillon adoral interne ; *s. d. e.*, sillon dorsal externe ; *s. d. i.*, sillon dorsal interne ; *x.*, formation pénicillée énigmatique ; *z. a.*, zone ciliaire adorale ; *z. d.*, zone ciliaire dorsale. ($\times 560$.)

bouchon apical (= *Zapfenforsatz*, ou *processus apicalis*, ou encore opercule). La zone adorale tourne autour de l'ouverture buccale dans le sens des aiguilles d'une montre ; elle commence sur le côté gauche près du bouchon apical et contourne le péristome d'abord sur son côté gauche, puis sur sa face ventrale, passe à droite, revient près de son point de départ et s'enfonce le long de l'infundibulum. L'autre zone ciliaire décrit dans la région dorsale un arc de cercle assez court axé sur le plan sagittal ; elle est située à peu près au même niveau que la zone adorale.

Les zones ciliaires peuvent occuper deux positions différentes suivant qu'elles sont en extension ou en rétraction. Dans le premier cas, les cils sont insérés sur la partie antérieure aplatie d'une sorte de bourrelet, comme le montre fort bien une coupe sagittale (fig. 3). A l'extérieur du bourrelet ciliifère dorsal, on trouve successivement une dépression, le sillon dorsal interne, puis deux replis : la lèvre dorsale interne et la lèvre dorsale

externe, séparées par le sillon dorsal externe. Le disque dorsal (1) sépare le bourrelet ciliifère du bouchon apical. La zone adorale est également protégée par des replis ; on rencontre successivement à partir de la face ventrale : la lèvre adorale externe, le sillon adoral externe, la lèvre adorale interne généralement porteuse d'une bosse ventrale, le sillon adoral interne, puis le bourrelet ciliifère adoral. Sa paroi ventrale porte une formation pénicillée énigmatique dont l'explication nous sera fournie par l'étude ultra-microscopique (p. 573). Après le premier segment ciliaire, on observe soit l'ouverture buccale, soit le péristome, puis une deuxième section du bourrelet ciliifère ; le sillon interne est généralement à peine esquissé et on trouve directement la lèvre interne puis le sillon externe et le bouchon apical qui représente, de ce côté, l'équivalent de la lèvre externe.

Lorsque les conditions de milieu deviennent défavorables, il y a rétraction des zones ciliaires ; leur lieu d'insertion ne forme plus saillie, les sillons externes s'estompent, les lèvres externes se réduisent tandis que les lèvres internes s'allongent nettement et viennent recou-

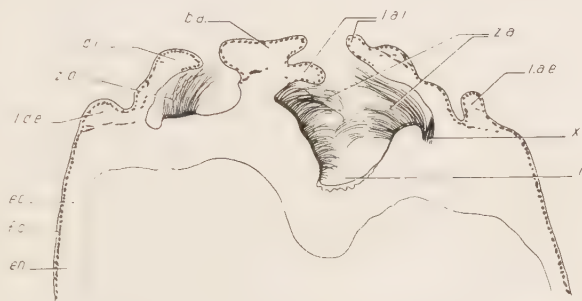


FIG. 4. — *Eudiplodinium medium*. Coupe sagittale de l'extrémité antérieure, les zones ciliaires étant rétractées. — Mêmes symboles que pour la figure 3. ($\times 560$.)

vrir les formations vibratiles (fig. 4) ; parfois les lèvres internes et externes fusionnent presque complètement et font place à une seule lèvre circumciliaire dont la surface externe reste cependant bosselée.

3° **Organisation générale et emplacement des organites.** — Le cytoplasme est entièrement recouvert par une cuticule épaisse et rigide ; il est très nettement divisé en deux zones, l'une périphérique ou ectoplasme, l'autre centrale ou endoplasme. L'endoplasme forme une sorte de sac limité par une membrane et de forme plus simple que le corps ; il est revêtu d'une couche presque continue d'ectoplasme, d'épaisseur variable. Sur le côté droit, le sac endoplasmique se réunit avec l'œsophage qui représente apparemment le prolongement de l'infundibulum. C'est par là que se fait l'absorption des aliments. Les déchets sont rejetés par un tube rectal qui se détache de l'extrémité ventrale postérieure du sac endoplasmique et vient s'ouvrir à l'extérieur par un anus ou ctypoge.

C'est l'ectoplasme qui renferme les principaux organites du Cilié, en particulier l'appareil nucléaire, les vacuoles pulsatiles et les plaques squelettiques. Le macronucleus allongé est situé sur le côté droit du corps, près

(1) Ce terme est assez mal choisi, mais il a toujours été employé depuis SHARP (1914).

de la face dorsale ; son bord ventral est sensiblement rectiligne, tandis que son bord dorsal est creusé de deux échancrures en forme de calotte ; le micronucleus, petit et ovoïde, se place toujours dans la partie inférieure de la première concavité. Les deux vacuoles pulsatiles sont en partie logées dans les échancrures du macronucleus ; leurs pores sont permanents et bien visibles sur le côté droit du corps.

A côté du macronucleus, dans la partie ventrale du côté droit, se trouvent deux lames rectangulaires, un peu élargies vers l'avant ; la plus proche du macronucleus s'appelle la primitive, l'autre un peu plus courte, la carine. Faites de petits prismes polysaccharidiques, ce sont les plaques squelettiques. Elles s'élargissent parfois vers l'arrière et confluent plus ou moins.

De nombreuses différenciations fibrillaires se rencontrent également dans l'ectoplasme ; nous les étudierons en détail au chapitre VI.

L'endoplasme apparaît, à première vue, comme une sorte de sac digestif ; en effet, lui seul contient les inclusions alimentaires, et c'est dans son cytoplasme que les particules ingérées (fibres végétales, spores, grains d'amidon, bactéries, etc.) sont attaquées et digérées.

Dimensions : Longueur = $208\ \mu$ ($188 - 220\ \mu$) ;

Diamètre dorso-ventral = $158\ \mu$ ($147 - 170\ \mu$) ;

$\frac{\text{Longueur}}{\text{Diamètre dorso-ventral}} = 1,3.$

La division est typiquement transversale. Son caractère le plus frappant est l'apparition intracytoplasmique des nouvelles zones ciliaires.

La conjugaison se fait suivant les modalités propres aux *Ophryoscolecidae*, dont DOGIEL (1925 *b*) a donné la description détaillée.

B. Aperçu systématique.

Notre but n'est pas de refaire une analyse approfondie de la systématique des *Ophryoscolecidae*, mais seulement de situer les espèces étudiées par rapport à *Eudiplodinium medium*. Cependant, l'existence de plusieurs systèmes de nomenclature va nous obliger à exposer les principes de classification adoptés par nos prédécesseurs et à les discuter.

1° **La famille des Ophryoscolecidae Stein 1858.** — Comme *Eudiplodinium medium*, toutes les espèces d'*Ophryoscolecidae* dont nous parlerons possèdent une forme constante due à la présence d'un épais revêtement cuticulaire ; leur ciliature est toujours très réduite et localisée ; les zones ciliaires sont rétractiles. Le cytoplasme est divisé en deux couches, l'une périphérique ou ectoplasme qui renferme les noyaux, les vacuoles contractiles et les plaques squelettiques quand elles existent, l'autre centrale ou endoplasme. Les caractéristiques principales du sac endoplasmique, de l'œsophage, du rectum, ainsi que celles des lèvres circumciliaires, sont également propres à toute la famille, mais on trouve quelques variations génériques ou spécifiques.

Il existe deux grands types de classification, l'un est dû à DOGIEL (1927), l'autre à KOFOID et MAC LENNAN (1930-1933) ; des additions et des modifications leur ont été apportées ultérieurement, dont les dernières en date sont celles de LUBINSKY (1957). Nous allons essayer de faire le point.

a. CLASSIFICATION DE DOGIEL (1927). — DOGIEL distingue sept genres, caractérisés principalement par leur ciliature : *Entodinium*, *Diplodinium*, *Epidinium*, *Ophryoscolex*, *Caloscolex*, *Opisthotrichum* et *Cunhaia*. Seuls les quatre premiers existent chez les Ruminants domestiques européens ; *Caloscolex* est inféodé aux *Camelidæ*, *Opisthotrichum* à certaines Antilopes africaines ; *Cunhaia curvata* est une espèce observée par HASSELMANN (1918) chez *Cavia aperea* et mal connue. Le genre *Diplodinium* est divisé en quatre sous-genres : *Anoplodinium*, *Eudiplodinium*, *Polyplastron* et *Ostracodinium*.

D'autre part, DOGIEL utilise largement la notion de *forme* introduite par SHARP (1914). Cette unité systématique inférieure à l'espèce permet de grouper des individus présentant en propre un ou deux caractères mineurs, tels la forme de l'extrémité postérieure du corps ou les dimensions, parfois la forme du macronucleus

(mais c'est plutôt là un caractère spécifique). La notion de forme a trouvé sa justification dans le travail expérimental de POLJANSKY et STRELKOW (1938). Ces auteurs ont en effet montré que certaines espèces pouvaient subir des modifications de forme sous l'influence des conditions de milieu, c'est-à-dire en fonction du régime alimentaire de l'hôte. HUNGATE (1942) a pu faire des constatations analogues au cours de ses essais de culture.

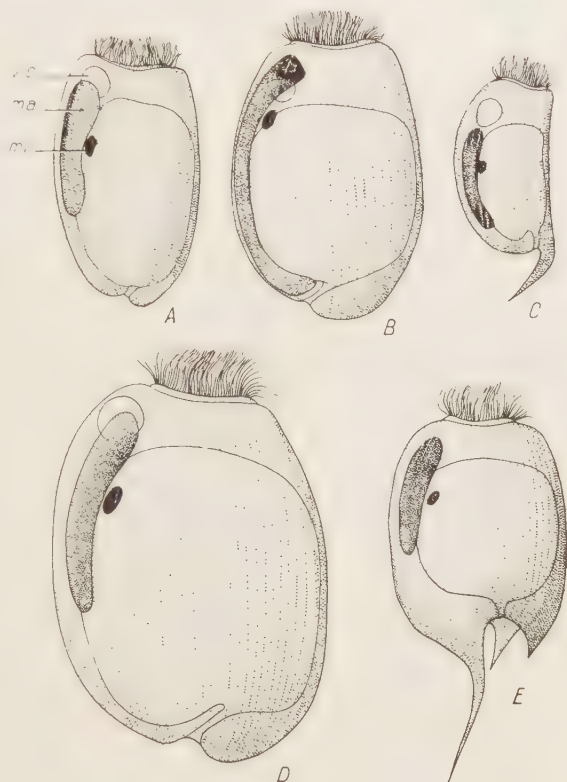


FIG. 5. — Quelques espèces d'*Entodinium*, toutes vues par le côté droit. — A, *E. simplex* ; B, *E. longinucleatum* ; C, *E. rostratum* ; D, *E. bursa bursa* ; E, *E. caudatum* ; ma., macronucleus ; mi., micronucleus ; v. c., vacuole contractile. (× 640.)

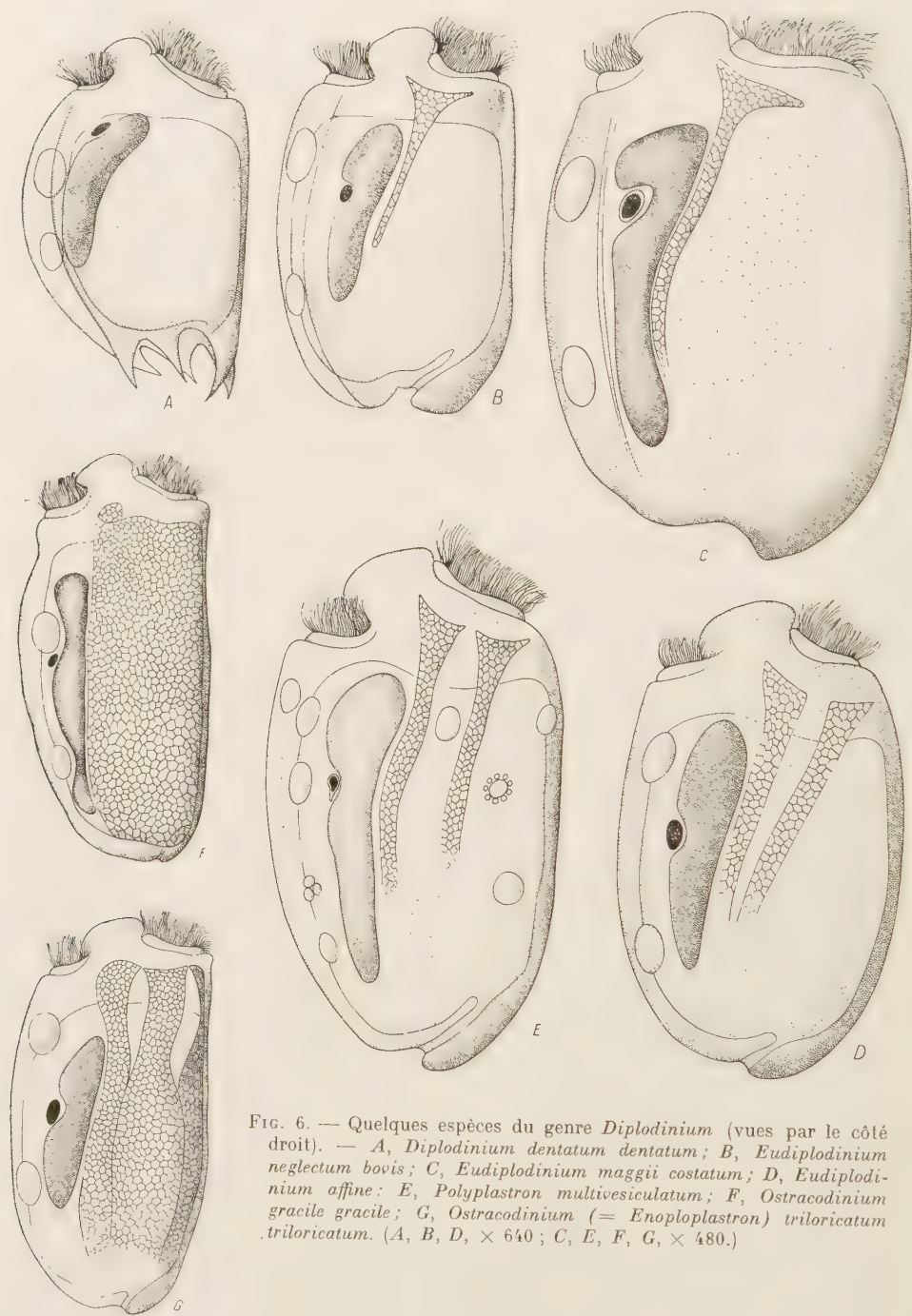


FIG. 6. — Quelques espèces du genre *Diplodinium* (vues par le côté droit). — A, *Diplodinium dentatum dentatum*; B, *Eudiplodinium neglectum bovis*; C, *Eudiplodinium maggii costatum*; D, *Eudiplodinium affine*; E, *Polyplastron multivesiculatum*; F, *Ostracodinium gracile gracile*; G, *Ostracodinium* (= *Enoploplastron*) *triloricatum*. (A, B, D, $\times 640$; C, E, F, G, $\times 480$.)

Nous avons donc le schéma suivant de classification :

1^o Genre *Entodinium* : corps aplati latéralement ; une seule zone ciliaire qui est adorale ; une seule vacuole contractile, généralement antéro-dorsale ; pas de plaque squelettique ; espèces de petite taille.

Exemples (fig. 5) : *Entodinium simplex*, *E. vorax* f. *vorax* (= *E. bursa* Wertheim 1935), *E. longinucleatum*, *E. caudatum*, *E. rostratum* f. *rostratum*.

2^o Genre *Diplodinium* : corps très aplati latéralement ; deux zones ciliaires, l'une adorale, l'autre dorsale courte, situées au même niveau et séparées par une protubérance dite bouchon apical.

— Sous-genre *Anoplodinium* : deux vacuoles contractiles ; pas de plaque squelettique.

Exemple (fig. 6 A) : *Anoplodinium denticulatum* f. *denticulatum* (= *Diplodinium dentatum dentatum* Wertheim 1935).

— Sous-genre *Eudiplodinium* : deux vacuoles contractiles ; une ou deux plaques squelettiques sur le côté droit.

Exemples (fig. 6 B, C, D) : une plaque squelettique : *Eudiplodinium neglectum* f. *bovis*, *E. maggii* ; deux plaques squelettiques : *Eudiplodinium affine*, *E. medium* f. *medium*.

— Sous-genre *Polyplastron* : neuf vacuoles contractiles ; cinq plaques squelettiques, deux à droite et trois petites à gauche.

Exemple (fig. 6 E) : *Polyplastron multivesiculatum*.

— Sous-genre *Ostracodinium* : de deux à six vacuoles contractiles le long du bord dorsal ; plaque squelettique très large ou formée de trois éléments.

Exemples (fig. 6 F et G) : *O. gracile gracile*, *O. triloricastrum triloricastrum*.

3^o Genre *Epidinium* : aplatissement latéral assez peu marqué ; deux zones ciliaires, l'une adorale, l'autre dorsale ; celle-ci est plus longue que chez *Diplodinium* et située plus bas que la zone adorale (leur distance = $1/5$ à $1/4$ de la longueur du corps) ; pas de bouchon apical ; deux vacuoles contractiles ; trois ou cinq plaques squelettiques.

Exemples (fig. 7) : *Epidinium ecaudatum* f. *ecaudatum* et *E. e. caudatum*.

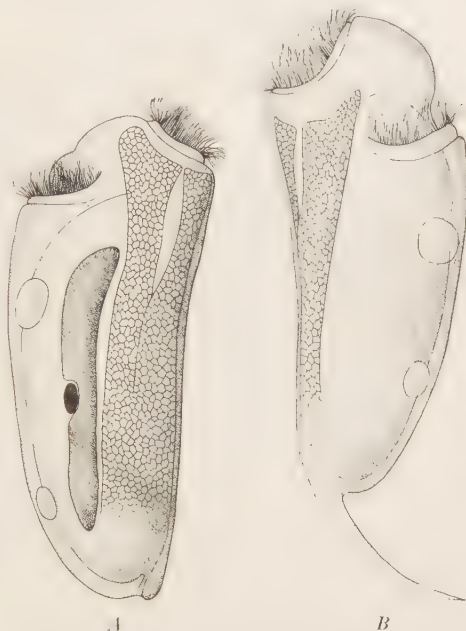


FIG. 7. — A, *Epidinium ecaudatum ecaudatum* vu par le côté droit ; B, *Epidinium ecaudatum caudatum* vu par le côté gauche. ($\times 480$.)

4° Genre *Ophryoscolex* : corps de section transversale presque circulaire ; deux zones ciliaires, l'une adorale, l'autre dorsale ; celle-ci est encore plus longue et plus postérieure que chez *Epidinium* (sa distance du pôle antérieur = $1/3$ de la longueur du corps) ; neuf à quinze vacuoles contractiles sur deux rangées transversales superposées ; trois plaques squelettiques.

Exemple (fig. 8) : *Ophryoscolex caudatus* f. *tricornatus*.

Nous ne parlerons pas des autres genres puisque notre étude ne les concerne pas.



FIG. 8. — *Ophryoscolex caudatus tricornatus* vu par le côté droit. ($\times 480$.)

b. CLASSIFICATION DE KOFOID ET MAC LENNAN (1930-1933). — Elle n'intéresse que les espèces habitant la panse des Ruminants domestiques, c'est-à-dire celles groupées par DOGIEL dans les genres *Entodinium*, *Diplodinium*, *Epidinium* et *Ophryoscolex*.

Les auteurs américains ont premièrement démantelé le genre *Diplodinium* en dix genres : *Eodinium*, *Diplodinium*, *Eremoplastron*, *Eudiplodinium*, *Diploplastron*, *Metadinium*, *Polyplastron*, *Elytroplastron*, *Ostracodinium* et *Enoploplastron*, et le genre *Epidinium* en deux : *Epidinium* et *Epiplastron*. Deuxièmement, ils ont considéré toutes les formes comme des espèces autonomes, mais, ressentant la nécessité de concrétiser les affinités existant entre deux ou plusieurs espèces, ils les ont rassemblées en « groupes ». Le plus grave reproche qu'on puisse adresser à KOFOID et MAC LENNAN est d'avoir mal défini leurs nouveaux genres, dont la diagnose n'est pas donnée. Quelle différence y a-t-il entre *Eodinium* et *Diplodinium*, entre *Eremoplastron* et *Eudiplodinium*,

ou entre *Diploplastron* et *Metadinium* ? Ce n'est pas bien clair.

Voici, pour les espèces que nous avons prises pour exemple, la liste des correspondances entre les deux systèmes :

DOGIEL	KOFOID et MAC LENNAN
<i>Anoplodinium denticulatum denticulatum</i>	<i>Diplodinium dentatum</i>
<i>Eudiplodinium neglectum bovis</i>	<i>Eremoplastron bovis</i>
<i>Eudiplodinium maggii</i>	<i>Eudiplodinium maggii</i>
<i>Eudiplodinium affine</i>	<i>Diploplastron affine</i>
<i>Eudiplodinium medium</i>	<i>Metadinium medium</i>
<i>Polyplastron multivesiculatum</i>	<i>Polyplastron multivesiculatum</i>
<i>Ostracodinium gracile gracile</i>	<i>Ostracodinium gracile</i>
<i>O. triloricatum triloricatum</i>	<i>Enoploplastron triloricatum</i>

c. MODIFICATIONS APPORTÉES A CES SYSTÈMES. — 1° En 1933, WERTHEIM reprend la classification de DOGIEL, mais lui apporte quelques modifications.

Il distingue deux sous-familles : celle des *Ophryoscolecinae*, qui groupe les genres *Entodinium*, *Diplodinium*, *Epidinium*, *Ophryoscolex*, *Caloscolex* et *Opisthotrichum*, et celle des *Cunhaiinae* pour le genre *Cunhaia*.

Il remplace le sous-genre *Anoplodinium* par celui de *Diplodinium sensu stricto*, en application des règles de la nomenclature. Les autres changements sont mineurs et nous ne nous en occuperons pas ici.

2° La même année, KOFOID décrit deux nouvelles espèces de Ciliés trouvées dans l'intestin d'un Éléphant : *Polydinium mysoreum* et *Elephantophilus zeta*. Ce sont incontestablement des Entodiniomorphes, et il crée pour elles la sous-famille des *Polydiniinae*, qui doit se ranger, d'après KOFOID, dans les *Ophryoscolecidae*. Mais il ne définit pas de sous-famille des *Ophryoscolecinae* (1).

3° En 1939, STRELKOW considère que les caractères particuliers du genre *Spirodinium*, dont les représentants vivent dans le cæcum des *Equidae*, nécessitent la création d'une sous-famille des *Spirodiniinae*, laquelle prend place parmi les *Ophryoscolecidae*.

4° Enfin, en 1957, LUBINSKY reprend la systématique des *Ophryoscolecidae*; il conserve tous les genres créés par KOFOID et MAC LENNAN, mais adopte la notion de forme rejetée par ces auteurs (2). Ignorant apparemment les travaux de WERTHEIM et de STRELKOW, il crée trois sous-familles :

Entodiniinae : genre unique : *Entodinium*.

Diplodiniinae : genre type : *Diplodinium*.

Autres genres : *Eodinium*, *Eremoplastron*, *Eudiplodinium*, *Diploplastron*, *Metadinium*, *Polyplastron*, *Elytroplastron*, *Ostracodinium*, *Enoploplastron*.

Ophryoscolecinae : genre type : *Ophryoscolex*.

Autres genres : *Epidinium*, *Opisthotrichum*, *Caloscolex*, *Epiplastron*.

d. CLASSIFICATION PROPOSÉE. — Il est certain que la définition des unités systématiques est toujours subjective. Dans le cas des *Ophryoscolecidae*, on peut considérer, comme KOFOID et MAC LENNAN, que chaque type morphologique correspond à une espèce, ou bien, comme DOGIEL, que les espèces peuvent varier et se présenter sous des « formes » légèrement différentes. Les expériences de POLJANSKY et STRELKOW sont, nous l'avons déjà dit, favorables à cette dernière thèse, et nous inclinons personnellement à l'adopter.

Avec DOGIEL, nous pensons que c'est la ciliature qui définit le mieux les genres ; nous verrons qu'il en existe quatre grands types : *Entodinium*, *Diplodinium*, *Epidinium*, *Ophryoscolex*, du moins si l'on s'en tient aux Ciliés des Ruminants domestiques. Cette division en quatre unités fondamentales se retrouve également à propos de quelques autres organites, par exemple, le système fibrillaire argyrophile (cf. p. 646). Finalement, ce qui nous semble devoir être corrigé dans le système de DOGIEL, c'est

(1) Contrairement à ce qu'avance BHATIA (1936).

(2) Il parle aussi des groupes, si bien que les deux notions coexistent dans son travail.

le nombre des sous-genres de *Diplodinium* ; il conviendrait d'en considérer six au lieu de quatre.

1. *Diplodinium* = *Anoplodinium* Dogiel.
Exemple : *Diplodinium dentatum dentatum* Wertheim 1935 (= *Anoplodinium denticulatum denticulatum* Dogiel 1927).
2. *Eudiplodinium* : sans changement (1).
3. *Polyplastron* : sans changement.
4. *Elytroplastron* : quatre plaques squelettiques, deux à droite et deux à gauche ; quatre vacuoles contractiles alignées près du bord dorsal.
Type : *Elytroplastron bubali* = *Polyplastron bubali* Dogiel 1928.
5. *Ostracodinium* : une large plaque squelettique ; de deux à six vacuoles contractiles.
Exemple : *Ostracodinium gracile gracile*.
6. *Enoploplastron* : trois plaques squelettiques ; deux vacuoles contractiles.
Exemple : *Enoploplastron triloricatum triloricatum*.

On pourrait de même diviser le genre *Epidinium* en deux sous-genres : *Epidinium* s. s. (trois plaques squelettiques) et *Epiplastron* (cinq plaques squelettiques), mais, n'ayant pas nous-même observé les formes à cinq plaques squelettiques, nous préférons ne pas nous prononcer.

Il nous apparaît, d'autre part, que l'ensemble *Entodinium*, *Diplodinium*, *Epidinium*, *Ophryoscolex*, *Caloscolex* et *Opisthotrichum* doit constituer un groupe bien défini, une famille, et qu'il convient d'élever à ce même niveau les sous-familles des *Spirodiniinæ* et des *Polydiniinæ*, le cas de *Cunhaia* étant laissé à part, car il ne nous paraît pas assez bien connu. Les diagnoses des familles sont données plus loin.

2° La position des Ophryoscolecidae par rapport aux autres Ciliés.

Les *Ophryoscolecidae* sont actuellement rangés avec les *Cycloposthiidae* et les *Ditoxidae*, tous commensaux d'Herbivores, dans les Entodiniomorphes. Considérés par DOFLEIN et REICHENOW (1929), HALL (1953) et KUDO (1954) comme un sous-ordre des *Spirotrichida*, ceux-ci tendent maintenant à être pris pour un ordre (FAURÉ-FRÉMIET, 1950 ; CORLISS, 1956, 1957). La classe des *Ciliata* comprendrait deux sous-classes : *Holotricha* et *Spirotricha*, celle-ci étant divisée en six ordres : *Heterotrichida*, *Oligotrichida*, *Tintinnida*, *Entodiniomorphida*, *Ctenostomatida*, *Hypotrichida*.

Quel que soit le niveau systématique exact assigné aux Entodiniomorphes, deux choses sont certaines, et nous aurons plusieurs fois l'occasion d'y revenir, c'est, d'une part, l'homogénéité du groupe et, d'autre part, les différences qui l'opposent à ses voisins.

Nous donnons maintenant la diagnose de l'ordre et des familles qui la composent.

(1) On pourra s'étonner que nous ne séparions pas les espèces à une plaque squelettique de celles à deux plaques squelettiques. C'est que, pour d'autres raisons, des espèces comme *Eudiplodinium maggii* (une plaque squelettique) et *E. medium* (deux plaques squelettiques) nous semblent plus voisines que *E. maggii* et *E. neglectum* (une plaque squelettique) ou *E. medium* et *E. affine* (deux plaques squelettiques).

Entodiniomorphida Reichenow (*in* DOFLEIN-REICHENOW, 1929). Corps de forme constante. Revêtement ciliaire très réduit. Formations ciliaires particulières, pénicillées et non permanentes (Syncilien de Gelei), concentrées autour de l'ouverture buccale et formant un ou plusieurs arcs ou touffes supplémentaires. Ceux-ci peuvent faire défaut. Cytoplasme divisé par une membrane, parfois avec fibrilles, en un ectoplasme et un sac endoplasmique. Noyaux et vacuoles contractiles situés dans l'ectoplasme en position bien définie. Très souvent présence de plaques squelettiques polysaccharidiques, également dans l'ectoplasme. Vivent dans le tube digestif des Mammifères herbivores. Nourriture végétale. Cannibalisme occasionnel. Formation interne des ébauches ciliaires, au moins pour la zone adorale.

Cinq familles :

1. *Ophryoscolecidae* Stein 1858.

Une seule zone ciliaire adorale ou deux zones ciliaires, l'une adorale, l'autre dorsale, toutes deux rétractiles. Zone supplémentaire toujours située dans les deux tiers antérieurs du corps. Cils dirigés vers l'avant. Plaques squelettiques présentes ou absentes. De une à quinze vacuoles contractiles. Vivent chez les Ruminants (1).

Six genres : *Entodinium* Stein 1858 ; *Diplodinium* Schuberg 1888 ; *Epidinium* Crawley 1923 ; *Ophryoscolex* Stein 1858 ; *Caloscolex* Dogiel 1926 ; *Opisthotrichum* Buisson 1923.

2. *Spirodiniidae* fam. nov. (= *Spirodiniinae* Strelkow 1939).

Ciliature comprenant une zone adorale et deux zones supplémentaires, l'une longue à cils dirigés vers l'avant, l'autre courte à cils dirigés vers l'arrière. Zones ciliaires non rétractiles. Pas de squelette. Une ou deux vacuoles contractiles. Vivent chez les *Equidae*.

Un genre : *Spirodinium* Fiorentini 1890 emend. Hsiung 1930.

3. *Polydiniidae* fam. nov. (= *Polydiniinae* Kofoed 1935) (2).

Une zone ciliaire adorale et nombreuses zones ciliaires supplémentaires (au moins quatre), assez courtes, sur les faces latérales du corps. Zones ciliaires non rétractiles (?). Lobe sphéroïdal cilié à l'extrémité postérieure. Plaques squelettiques présentes. Vacuoles contractiles petites et très nombreuses. Vivent chez les Éléphants.

Trois genres : *Polydinium* Kofoed 1935 ; *Elephantophilus* Kofoed 1935 ; *Thoracodinium* Latteur 1958.

4. *Cycloposthiidae* Poche 1913.

Une zone ciliaire adorale rétractile. Cils supplémentaires groupés en

(1) A quelques exceptions près pour *Entodinium*.

(2) Dans un article paru pendant l'impression de ce mémoire, CORLISS (*J. Protozool.*, 7) signale qu'il conviendrait de remplacer *Polydinium* par *Polydiniella*. Le nom de la famille serait alors *Polydiniellidae*.

touffes ou *caudalia* dont le nombre est toujours au moins égal à deux. Squelette présent ou absent. De une à huit vacuoles contractiles. Trouvés chez les *Equidæ*, le Rhinocéros, le Tapir, l'Éléphant et le Capibara.

Six genres : *Cycloposthium* Bundle 1895 ; *Tripalmaria* Gassowsky 1918 ; *Tricaudalia* Buisson 1923 ; *Triplumaria* Hoare 1937 ; *Trifascicularia* Strelkow 1939 ; *Prototapirella* da Cunha 1918.

5. *Ditoxidæ* Strelkow 1939.

Zone ciliaire adorale non rétractile et non spiralée. De deux à quatre arcs ciliaires supplémentaires, soit antérieurs à cils dirigés vers l'avant, soit postérieurs à cils dirigés vers l'arrière. Pas de plaque squelettique. Une ou deux vacuoles contractiles. Chez les *Equidæ*.

Quatre genres : *Ditoxum* Gassowsky 1918 ; *Triadinium* Fiorentini 1890 emend. Hsiung 1930 ; *Cochliatoxum* Gassowsky 1918 ; *Tetratoxum* Gassowsky 1918.

6. *Incertæ sedis*.

Troglodytella Brumpt et Joyeux 1912 emend. Reichenow 1917. A ranger parmi les *Polydiniidæ*, ou alors il faudra créer pour ce genre une nouvelle famille. Trouvé chez le Gorille et le Chimpanzé.

Cunhaia Hasselmann, 1918.

CHAPITRE II

CILIATURE ET INFRACILIATURE

La ciliature des *Ophryoscolecidae* est toujours bien localisée. Dans le genre *Entodinium*, elle se compose d'une unique zone ciliaire enroulée autour de l'ouverture buccale, d'où son nom de zone adorale. Les autres genres possèdent, outre la zone ciliaire adorale, une zone ciliaire supplémentaire, dite dorsale. Grâce à la technique d'imprégnation argentique de del Rio Hortega, nous avons pu révéler, à la base de ces formations vibratiles, des structures infraciliaires très caractéristiques (NOÏROT-TIMOTHÉE, 1956 *a* et *b*). Leur étude permet tout d'abord de préciser la topographie des zones ciliaires chez les différentes espèces, notion très importante du point de vue systématique. Elle fournit également des renseignements précieux sur le développement des zones ciliaires au cours de la division des Infusoires. Une fois ces résultats exposés, nous chercherons à préciser la structure et l'ultrastructure de ces zones ciliaires qui répondent à un type d'organisation assez particulier, inconnu en dehors du groupe des Entodiniomorphes.

A. Morphologie des zones ciliaires et division.

1^o Étude des différents genres pendant l'interphase. — a. *Entodinium*.

— A la base de la zone ciliaire adorale d'*Entodinium longinucleatum*, l'imprégnation au carbonate d'argent pyridiné révèle l'existence d'une bande infraciliaire qui se détache en brun-noir sur un fond ivoire ou jaune pâle (fig. 9). En forme de ruban allongé, cette bande est formée par une succession de courtes stries obliques, régulièrement espacées, qui, nous le verrons plus loin (p. 569), correspondent chacune à une baguette infraciliaire surmontée de blépharoplastes (ou grains basaux des cils).

La bande infraciliaire adorale entoure incomplètement le péristome;

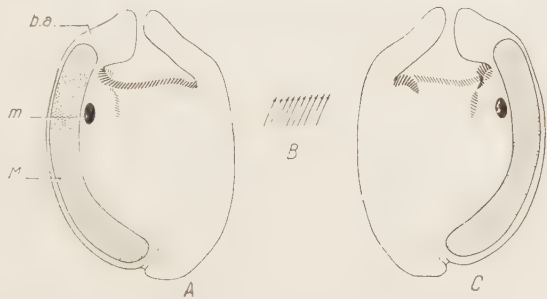


FIG. 9. — Infraciliature d'*Entodinium longinucleatum*. — A, Cilié vu par le côté droit; B, détail de la bande infraciliaire; C, Cilié vu par le côté gauche; b. a., bande infraciliaire adorale; M., macronucleus; m., micronucleus. ($\times 640$.)

elle prend naissance sur le côté gauche, près de la face ventrale, passe sur le côté droit, puis revient sur le côté gauche et s'enfonce aussitôt à l'intérieur du corps, le long de l'infundibulum. Sa largeur, qui est au



FIG. 10. — Infraciliature de divers *Entodinium*, tous vus par le côté gauche. A, *E. exiguum*; B, *E. nanellum*; C, *E. simplex*; D, *E. caudatum*; E, *E. bursa*. ($\times 640$.)

début d'environ $5\ \mu$, diminue progressivement dans la partie intra-infundibulaire. Les stries qui la composent ont une orientation constante; de direction générale antéro-postérieure, elles sont dorso-ventrales sur le côté gauche et ventro-dorsales sur le côté droit. Vers leur extrémité antérieure se situe un épaississement granuleux subterminal.



FIG. 11. — Infraciliature de *Diplodinium dentatum* (vu par le côté gauche). ($\times 480$.)

Structure et disposition sont identiques chez toutes les espèces d'*Entodinium* que nous avons étudiées : *E. exiguum*, *E. nanellum*, *E. simplex*, *E. bursa*, *E. caudatum*... (fig. 10). Seule varie la longueur de la bande, et peut-être aussi sa largeur, en fonction des dimensions de l'espèce.

b. *Diplodinium*. — 1° *Diplodinium dentatum* (fig. 11) : la bande adorale ressemble beaucoup à celle d'un *Entodinium*, mais son point de départ est beaucoup plus dorsal; il se situe près du point où la bande s'enfonce dans l'infundibulum, après avoir décrit un tour de spire complet autour du péristome;

d'autre part, le trajet intra-infundibulaire est beaucoup plus bref. Outre la zone adorale, il existe une zone dorsale qui forme, au-dessus du macronucleus, un arc de cercle assez court aux deux bras (un droit et un gauche) sensiblement égaux.

La structure des deux bandes est la même que celle décrite pour *Entodinium*. L'orientation des baguettes de la zone adorale est identique, mais rarement observable, car, le plus souvent, la bande est repliée sur elle-même. Par contre, la bande dorsale est toujours bien étalée ; ses baguettes

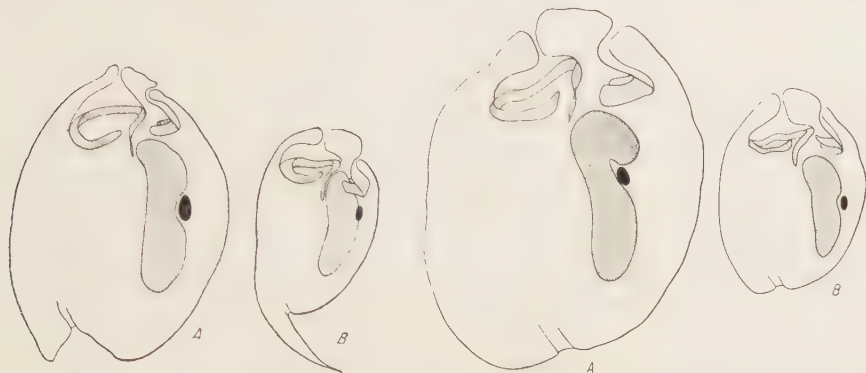


FIG. 12. — Disposition des bandes infraciliaires chez *Eudiplodinium neglectum bovis* (A) et *E. rostratum* (B). ($\times 480$.)

FIG. 13. — Bandes infraciliaires adorales et dorsales. — A, *Eudiplodinium maggii*; B, *Eudiplodinium affine*. ($\times 280$.)

ont une orientation inverse de celles de la bande adorale : elles sont ventro-dorsales à gauche, et dorso-ventrales à droite. Les baguettes de la zone adorale portent plusieurs petits épaisissements granuleux, celles de la zone dorsale un seul assez gros ; celui-ci est toujours postérieur et sub-

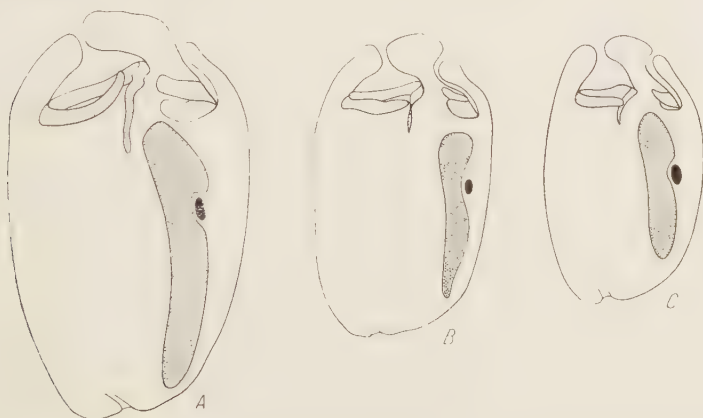


FIG. 14. — Bandes infraciliaires adorales et dorsales. — A, *Polyplastron multivesiculatum*; B, *Ostracodinium gracile gracile*; C, *Enoploplastron triloricaum*. ($\times 380$.)

terminal. Cette disposition et cette structure des stries se retrouvent constamment dans tout le genre *Diplodinium*, ainsi que chez *Epidinium* et *Ophryoscolex*, au moins pour les zones dorsales.

2° *Eudiplodinium neglectum bovis* (fig. 12 A), *Eudiplodinium rostratum* (fig. 12 B), *Eudiplodinium maggii* (fig. 13 A), *Eudiplodinium affine*

(fig. 13 B), *Polyplastron multivesiculatum* (fig. 14 A), *Ostracodinium gracile gracile* (fig. 14 B) et *Enoploplastron triloricastrum triloricastrum* (fig. 14 C) : la bande adorale et la bande dorsale ont même disposition et même structure que celles de *Diplodinium dentatum* ; seules varient les dimensions et les proportions relatives. L'infrafaciliature ne permet donc pas de distinguer les différents sous-genres, ce qui justifie le maintien du grand genre *Diplodinium* tel que l'avait défini DOGIEL.

D'après FERNANDEZ-GALIANO (1958), la bande adorale de *Polyplastron* serait formée en réalité de deux segments séparés par un mince hiatus. Nous avons effectivement observé cet aspect dans quelques cas, mais nous considérons qu'il s'agit ou bien d'un accident, d'une rupture survenue lors de la confection du frottis, ou bien d'une soudure inachevée des deux éléments de la bande après la division (voir p. 562). Le plus souvent, la bande est continue de son extrémité aborale jusqu'à son extrémité orale intra-infundibulaire, et on peut l'isoler mécaniquement en entier, ce qui démontre son unité.

c. *Epidinium*. — Ce genre présente une infrafaciliature un peu différente, marquant une étape nouvelle sur la voie évolutive des *Ophryoscolecidae*.

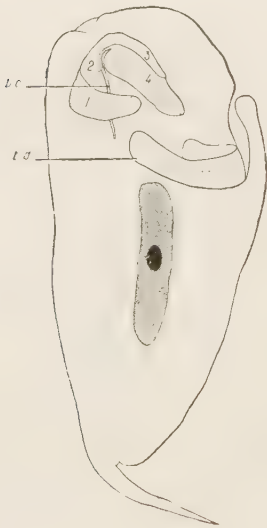


FIG. 15.

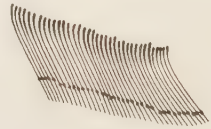
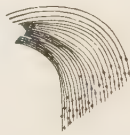


FIG. 16.

FIG. 15. — Bandes infrafacilières d'*Epidinium ecaudatum* (vu par le côté gauche). — 1, 2, 3, 4 et b. o. (bandelette orale), les cinq parties de la bande adorale ; b. d., bande dorsale. ($\times 480$.)

FIG. 16. — *Epidinium ecaudatum*. Détail des bandes infrafacilières adorale (à gauche) et dorsale (à droite). ($\times 1\,350$.)

La bande ciliaire adorale est ici plus large et plus ramassée sur elle-même ; la partie intra-infundibulaire est nettement différenciée (NOIROT-TIMOTHÉE, 1956 a). Pour les besoins de la description, on peut considérer cette bande comme formée de cinq parties (fig. 15 et 16). La première (1), assez courte, représente l'extrémité aborale ; sensiblement horizontale, elle longe le péristome sur sa gauche, près du bord ventral ; le second segment (2), dextro-ventral, se dirige en oblique vers l'extrémité antérieure ; le troisième (3), médio-dorsal, redescend vers l'arrière et rejoint le côté gauche du péristome ; le quatrième (4) vient se terminer un peu au-dessus du point de départ. Son bord antérieur suit de près celui du segment précédent ; finalement, il s'en détache une mince

bandelette qui descend le long de l'infundibulum ; c'est le cinquième segment ou bandelette orale. La bande adorale d'*Epidinium* mesure jusqu'à 10 μ de largeur ; ses stries, assez longues, sont fréquemment incurvées et portent deux ou trois épaississements granuleux sub-terminaux situés à des niveaux variables. La bandelette orale est formée par une succession de très courtes stries ; sa largeur est d'environ 1 μ .

La zone ciliaire dorsale ne se trouve pas à la même hauteur que la zone adorale, comme chez *Diplodinium*, mais légèrement décalée vers l'extrémité postérieure ; elle est aussi nettement plus longue, puisqu'elle se prolonge à gauche au-delà de la ligne médiane. Sa largeur est d'environ 9 μ . Les extrémités antérieures de ses stries, ainsi que leurs granulations basales subterminales (une par strie), dessinent une ligne en dents de scie, chaque « dent » groupant de trois à huit éléments (fig. 16 et Pl. I, fig. 1).

d. *Ophryoscolex*. — L'infaciliature de ce quatrième genre est encore un peu plus complexe (NOIROT-TIMOTHÉE, 1956 b). La zone ciliaire adorale s'enroule autour de l'ouverture buccale située un peu à gauche du pôle antérieur et légèrement sur la face ventrale. Comme chez *Epidinium*, on peut y distinguer cinq parties (fig. 17 et 18) : le premier segment (1) suit, sur le côté gauche du corps, un trajet dorso-ventral, sensiblement perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur ; puis la bande passe sur le côté droit et le deuxième segment (2) se dirige vers l'extrémité antérieure en s'élargissant progressivement ; le troisième segment (3) qui lui fait suite s'infléchit vers l'arrière et s'amincit ; il rejoint à peu près l'extrémité aborale de la bande ; à son bord supérieur est appendu le lobe œsophagien (4), qui représente le quatrième segment. Celui-ci est rabattu sur le côté droit du corps, la ligne de suture avec le troisième segment servant en quelque sorte de charnière. Le lobe œsophagien remonte jusqu'à l'ouverture buccale. De son bord interne qui, d'abord soudé au segment 3, devient ensuite libre, se détache une mince bandelette qui court le long de l'infundibulum en direction antéro-postérieure ; c'est le cinquième segment ou bandelette orale (b. α).

Les segments 1 et 2 de cette bande adorale possèdent la même structure que ceux d'*Epidinium*, si ce n'est que les stries sont moins obliques par rapport à l'axe longitudinal, presque perpendiculaires à lui. Elles portent chacune un, deux ou trois épaississements granuleux, répartis irrégulièrement à des niveaux variables. Le segment 3 est également formé des mêmes éléments, mais les baguettes peuvent ou bien s'arrêter au niveau de la ligne de suture avec le segment 4, ou bien s'infléchir et venir former ledit segment (fig. 18 C). Au début, les baguettes sont peu nombreuses

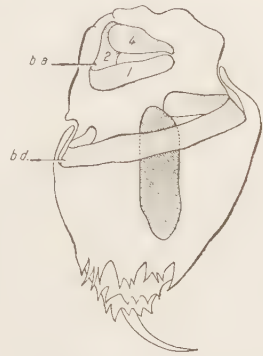


FIG. 17. — Bandes infraciliaires d'*Ophryoscolex caudatus tricornatus* (vu par le côté gauche) ; b. a., bande adorale dont trois parties seulement sont visibles (1, 2, 4) ; b. d., bande dorsale. ($\times 280$.)

à se prolonger dans le segment 4, et elles forment en y pénétrant un angle de 90°. Puis cet angle s'ouvre peu à peu et les stries s'arrêtant sur la ligne de suture deviennent de moins en moins nombreuses. Près de l'extrémité, les baguettes du segment 3 se prolongent toutes dans le lobe œsophagien et s'infléchissent à peine. Il n'y a pas d'épaississement punctiforme sur les stries du segment 4. La bandelette orale, très étroite (1,5-2 μ), est formée par de courtes stries transversales dont les deux ou trois premières sont soudées aux extrémités libres des deux ou trois stries les plus

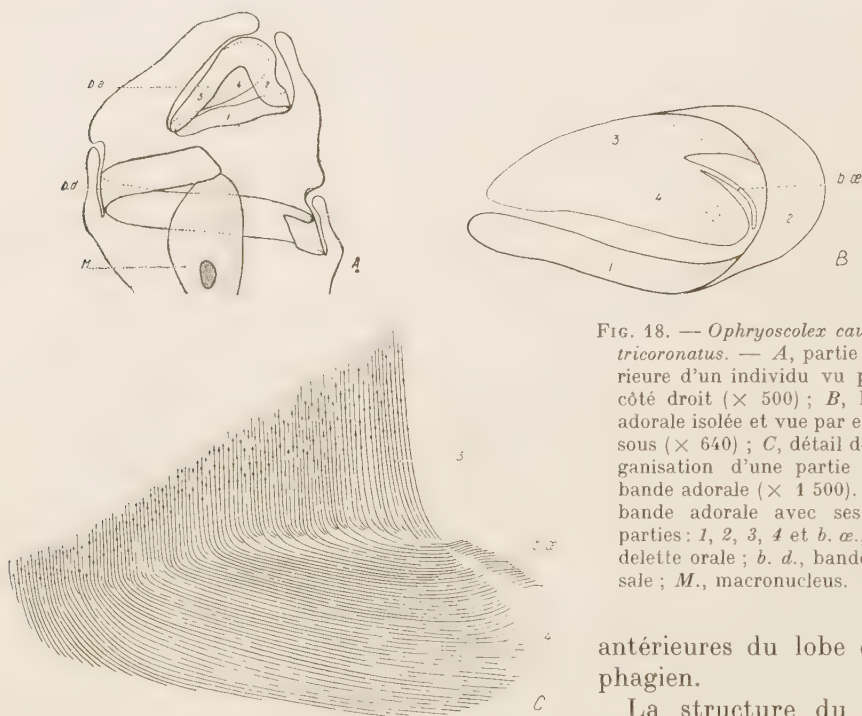


FIG. 18. — *Ophryoscolex caudatus tricornatus*. — A, partie antérieure d'un individu vu par le côté droit ($\times 500$); B, bande adorale isolée et vue par en dessous ($\times 640$); C, détail de l'organisation d'une partie de la bande adorale ($\times 1500$). b. a., bande adorale avec ses cinq parties: 1, 2, 3, 4 et b. œ., bandelette orale; b. d., bande dorsale; M., macronucleus.

antérieures du lobe œsophagien.

La structure du lobe œsophagien est donc très particulière et diffère des autres parties de l'infraçiliature d'une part à cause de l'orientation tout à fait spéciale de ses stries constitutives, et d'autre part à cause de l'absence d'épaississements granuleux sur celles-ci. A la limite, on pourrait le considérer comme une simple expansion du segment 3. Pourtant les cils qui en sont issus se groupent toujours à part et s'orientent de façon à constituer le prolongement de la spire qui, après être revenue près de son extrémité aborale, remonte vers l'ouverture buccale. D'autre part, le lieu d'insertion de la bandelette orale fait penser que ce point représente bien l'extrémité orale de la bande. On peut supposer que cette organisation très particulière résulte de la soudure des segments 3 et 4 de la bande adorale d'un *Epidinium*, dont nous avons vu que les bords antérieurs sont très voisins, soudure qui aurait été suivie d'une réorganisation infrastructurale.

La zone ciliaire dorsale des *Ophryoscolex* est encore plus longue et plus postérieure que celle des *Epidinium*. Elle entoure environ les quatre cinquièmes du corps, partant de la ligne médiane du côté droit, passant sur la face dorsale, puis sur le côté gauche, et se terminant à son retour sur le côté droit en un point nettement postérieur à son lieu de départ. La distance qui sépare la zone dorsale de l'extrémité antérieure représente environ le tiers de la longueur totale du corps, alors qu'elle est égale au cinquième ou au quart de cette même longueur chez *Epidinium*.

La zone non recouverte par la zone ciliaire dorsale est celle où se trouvent les plaques squelettiques, c'est-à-dire la moitié ventrale du côté droit. Nous avons donc affaire, par rapport à *Epidinium*, à un allongement de la bande par sa partie gauche, ce qui représente une accentuation de la tendance évolutive constatée chez *Epidinium* par rapport à *Diplodinium*.

La structure de la bande dorsale est par ailleurs exactement la même que chez *Epidinium*.

e. CONCLUSION. — Une première constatation s'impose à la fin de cette étude, c'est l'originalité des structures infraciliaires et leur constance à l'intérieur de la famille. L'autre fait intéressant, c'est l'évolution progressive qu'elle permet de suivre en passant d'un genre à l'autre. En ce qui concerne les formes existant dans la panse des Ruminants domestiques, nous sommes en présence de quatre grands types de ciliature, correspondant aux quatre genres de la Monographie de DOGIEL (1927) : *Entodinium*, *Diplodinium*, *Epidinium* et *Ophryoscolex*, ce qui justifie en grande partie notre option sur la classification des *Ophryoscolecidae*, telle que nous l'avons exposée au précédent chapitre. Le démembrement du genre *Diplodinium* accompli par KOFOID et MAC LENNAN (1930-1933) ne correspond à rien quant à la ciliature et l'infraciliature.

Le passage de *Diplodinium* à *Epidinium* se conçoit aisément : il y a eu allongement de la bande dorsale sur le côté gauche, élargissement de la bande adorale et spécialisation de la partie intra-infundibulaire ; la disposition de la zone adorale se trouve légèrement modifiée, en fonction d'un aplatissement latéral du corps moins marqué et de sa flexion antérieure.

Ces modifications s'accroissant, on arrive au genre *Ophryoscolex* : la zone dorsale a continué à s'allonger par son extrémité gauche ; les parties 3 et 4 de la bande adorale se sont soudées et réorganisées. Il serait intéressant de pouvoir étudier l'infraciliature des genres *Caloscolex* et *Opisthotrichum*, afin de préciser leur position systématique par rapport aux autres genres de la famille et de retracer l'histoire évolutive de celle-ci.

Ce qui est plus délicat à comprendre, c'est le passage du genre *Entodinium* au genre *Diplodinium*. D'après DOGIEL (1927), il y aurait eu allongement de la zone ciliaire unique et isolement d'une de ses parties, laquelle serait venue se localiser au-dessus du macronucleus, donnant la zone dorsale des *Diplodinium*. C'est possible, mais rappelons-nous que les baguettes

infraciliaires de la zone dorsale ont une orientation inverse de celles de la zone adorale, ce qui n'est pas en faveur de cette hypothèse. Cependant, nous verrons plus loin, en étudiant les phénomènes de morphogenèse au cours de la division, que cette difficulté peut être éludée.

Quant à la théorie de LUBINSKY (1957) sur la formation du genre *Diplo-dinium*, il convient de l'envisager en tenant compte de l'ensemble de la morphologie et pas seulement de la ciliature (p. 681).

2° Formation des nouvelles zones ciliaires au cours de la division. —

Nous avons pu étudier les phénomènes de la division sur les préparations de Ciliés imprégnés par l'argent (technique de del Rio Hortega). Mais, comme, dans ce cas, les phénomènes nucléaires ne sont que très grossièrement analysables, nous avons tenté, dans la mesure du possible, de recouper nos observations par celles que nous pouvions faire sur des frottis ou sur des coupes colorées à l'hématoxyline ferrique.

a. « ENTODINIUM ». — Chez *E. longinucleatum*, le premier signe avant-coureur de la division que l'on puisse percevoir est l'apparition d'une fine ligne granuleuse juste au-dessous de la pellicule, sur le côté droit du corps, près de la face ventrale. Cette ligne est située sur un plan équatorial, à peu près à mi-longueur du corps (fig. 19 A). Bientôt les granulations qui la composent s'organisent et forment de courtes stries analogues à celles que nous avons décrites à propos de la bande ciliaire adorale interphasique.

C'est alors que le micronucleus commence à s'étirer. La petite bande striée s'allonge sur le côté droit et un peu sur le côté gauche. En même temps apparaît sur le côté gauche, sensiblement au même niveau, une deuxième bande horizontale, assez courte, et montrant la même structure que la première (fig. 19 B).

Ces deux bandes se développent et s'organisent peu à peu. Elles s'enfoncent plus profondément dans l'ectoplasme et une vacuole tubulaire se creuse sur leur face externe. A un stade comme celui de la figure 19 C (ou D), le micronucleus vient d'achever sa division et les deux bandes sont bien visibles. Les baguettes qui les composent sont légèrement obliques ; en les suivant dans le sens antéro-postérieur, on constate qu'elles sont dorso-ventrales sur le côté droit et ventro-dorsales sur le côté gauche, c'est-à-dire l'orientation *inverse* des baguettes de la zone adorale du proter (1).

C'est à peu près à ce moment que naissent les cils qui viennent s'épanouir et battre dans la vacuole tubulaire périphérique.

La fin du processus de division est marquée par la migration du micronucleus postérieur, l'étirement du macronucleus et sa coupure. Les deux bandes se soudent par leurs extrémités dorsales, et la vacuole de division

(1) Dans la division des Ciliés, on a coutume d'appeler *proter* l'individu-fils antérieur et *opisthe* l'individu-fils postérieur.

s'ouvre à l'extérieur. Mais les phénomènes sont alors très rapides et, partant, les images très rares. Puis, avant que les deux individus résultant de la division ne se séparent, il se produit un retournement de la bande infraciliaire de l'opisthe dont les stries possèdent alors la même orientation que chez le proter (fig. 19 E) (1). La division est bien homothétigène.

Il semble que la petite ébauche du côté gauche corresponde à ce qui sera la partie intra-infundibulaire de la bande adorale. Contrairement à ce qu'a

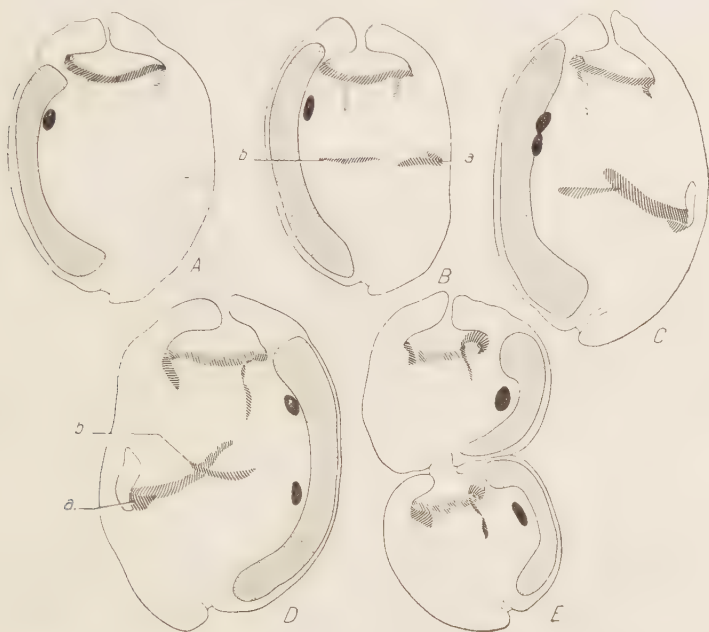


FIG. 19. — *Entodinium longinucleatum*. Différents stades de la formation des ébauches infraciliaires au cours de la division. — A, B, C, individus vus par le côté droit ; D et E, individus vus par le côté gauche. a., ébauche adorale principale ; b., ébauche adorale secondaire située sur le côté gauche. ($\times 640$.)

avancé FERNANDEZ-GALIANO (1958) à propos de *Polyplastron multivesiculatum*, la soudure des deux ébauches adorales est complète ; il n'y a entre elles aucune solution de continuité, aucun hiatus, une fois la division achevée.

Outre la différenciation intra-ectoplasmique de la future zone ciliaire adorale, le fait original, et qui mérite d'être souligné, consiste dans la dualité des ébauches. Celle-ci est incontestable. Nous avons pu examiner de très nombreux exemplaires d'individus en division sans jamais trouver d'exception à cette règle. Elle est d'ailleurs valable pour tout

(1) Ce retournement correspond à des zones ciliaires invaginées, dont le lieu d'insertion est presque vertical. La position des bandes, dans le cas de protraction des zones ciliaires, est horizontale, à mi-chemin entre les deux extrêmes que nous décrivons.

le genre *Entodinium*; nous l'avons vérifiée pour *E. exiguum*, *E. nanellum*, *E. bursa*, *E. rostratum* et *E. caudatum* (fig. 20). Les images des différents stades de la division pour ces espèces sont exactement superposables à celles observées pour *E. longinucleatum*.

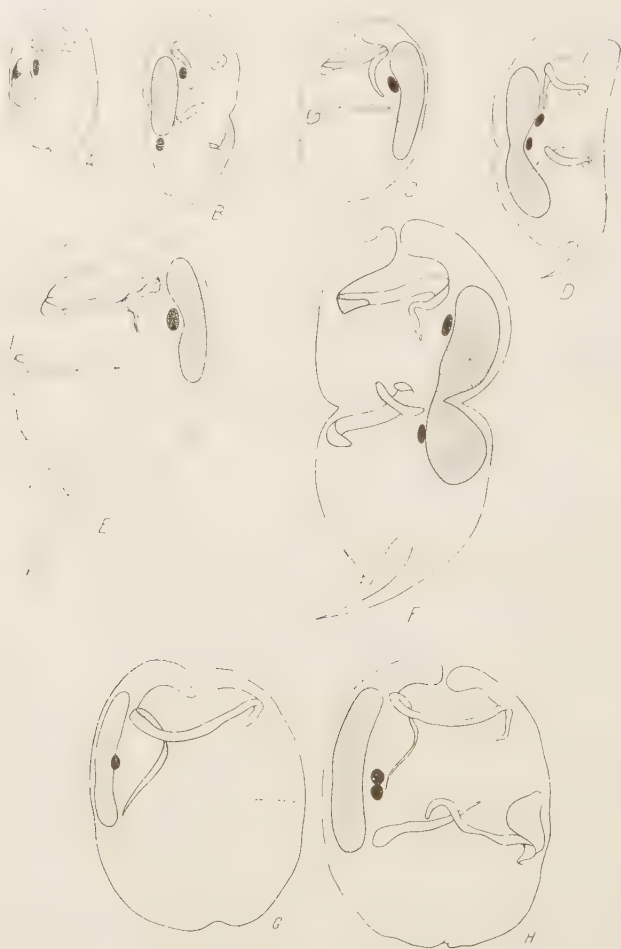


FIG. 20. — Formation des ébauches infraciliaries chez divers *Entodinium*. — A et B, *E. exiguum* (vus par le côté droit) ; C, *E. nanellum* (vu par le côté gauche) ; D, *E. rostratum* (vu par le côté droit) ; E et F, *E. caudatum* (vus par le côté gauche) ; G et H, *E. bursa* (vus par le côté droit). ($\times 640$.)

b. ÉTUDE COMPARATIVE DES AUTRES GENRES. — Les phénomènes de la division chez les autres genres d'*Ophryoscolecidae* sont tout à fait analogues à ceux que nous venons de décrire pour *Entodinium*, mais compliqués du fait de la présence d'une zone ciliaire supplémentaire.

Diplodinium : Chez *D. dentatum*, il apparaît, lorsque commence la division, trois bandes minces et allongées, situées sensiblement sur le même

plan transversal, à mi-hauteur du corps, juste en-dessous de la pellicule (fig. 21 A). La première, assez longue, est ventrale ; elle a la forme d'un arc que le plan sagittal partage en deux bras sub-égaux. La deuxième, plus courte, est située sur le côté gauche du corps ; elle en occupe le troisième quart (en partant de la ligne médio-ventrale). La troisième bande est dorsale ; elle a, comme la première, la forme d'un arc, aux bras sensiblement égaux. Les deux premières ébauches sont les homologues de celles observées chez *Entodinium* ; elles formeront la future zone ciliaire adorale de l'opisthe ; la troisième ébauche lui fournira sa zone dorsale.

La structure de ces ébauches est exactement la même que pour le genre *Entodinium*. Là aussi, l'orientation des stries des ébauches adorales est



FIG. 21. — *Diplodinium dentatum*. Trois stades du développement des ébauches infraciliaires lors de la division. — A, Cilié vu par le côté gauche ; B et C, Ciliés vus par le côté droit. a., ébauche adorale principale ; b., ébauche adorale secondaire (sur le côté gauche) ; b. a., bande adorale du proter ; b. d., bande dorsale du proter ; c., ébauche dorsale. (× 480.)

l'inverse de celle que l'on peut constater sur la zone achevée ; mais il n'en est pas de même pour la zone dorsale : les baguettes ont la même orientation dans l'ébauche et dans la zone achevée. Cette bande ciliaire ne subit pas de retournement à la fin de la morphogenèse de bipartition. Ceci est valable pour tout le genre *Diplodinium*, ainsi que pour *Epidinium* et *Ophryoscolex*.

Donc, si l'on considère uniquement les ébauches, on voit que leurs stries sont toujours orientées dans le même sens. On peut facilement imaginer qu'il en va de même pour les zones ciliaires épanouies, mais, lors de leur invagination, la face de la bande infraciliaire qui porte les cils bascule vers l'intérieur pour la zone adorale et vers l'extérieur pour la zone dorsale. La formation de la zone dorsale à partir d'un fragment de bande adorale, telle que l'a supposée DOGIEL pour expliquer le passage du genre *Entodinium* au genre *Diplodinium*, devient alors très facile à comprendre.

Le développement et l'organisation des bandes se font progressivement, tandis que se divise le micronucleus. La bande médio-ventrale s'élargit

plus que les autres, surtout dans sa région médiane. Les bandes s'enfoncent dans l'ectoplasme et les vacuoles périphériques apparaissent, où vont s'épanouir les formations vibratiles (fig. 21 B).

A la fin de la division, les deux ébauches adoraes se soudent par leurs extrémités dorsales ; le massif cytoplasmique isolé entre elles et la zone dorsale donnera le bouchon apical. Au moment où le proter et l'opisthe, encore soudés, sont proches de la séparation, ils sont absolument iden-

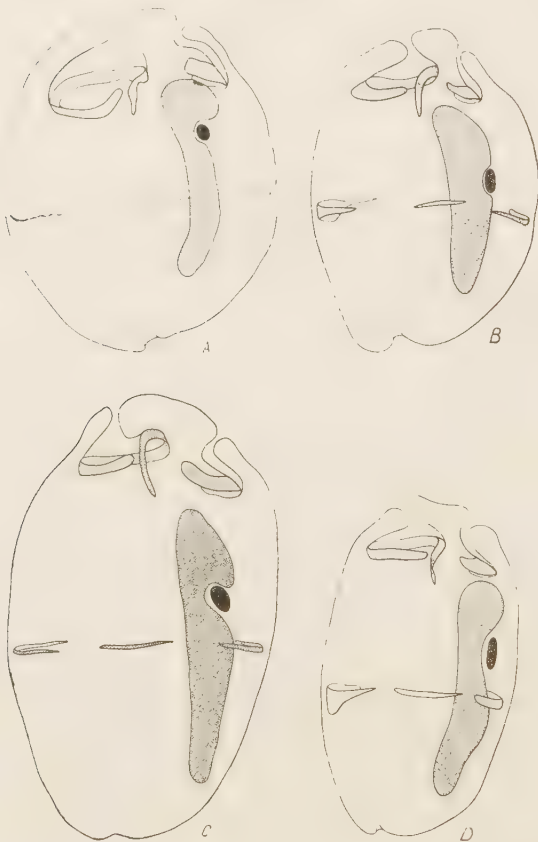


FIG. 22. — Apparition des ébauches infraciliaires chez divers *Diplodinium*, tous vus par le côté gauche. — A, *Eudiplodinium maggii*; B, *E. affine*; C, *Polyplastron multivesiculatum*; D, *Ostracodinium gracile gracile*. (A et C, $\times 280$; B et D, $\times 380$.)

tiques l'un à l'autre, cependant le second est souvent un peu plus court (fig. 21 C).

Les phénomènes semblent les mêmes pour toutes les espèces du genre *Diplodinium*. Nous les avons observés chez *Eudiplodinium maggii*, *E. affine*, *Polyplastron multivesiculatum* et *Ostracodinium gracile gracile* (fig. 22).

Dans le cas de *Polyplastron multivesiculatum*, nous avons pu, en outre, étudier des coupes sériées d'individus à différents stades de la division. Les ébauches des bandes infraciliaires apparaissent dans l'ectoplasme, alors que le micronucleus possède encore un aspect interphasique (fig. 23 A).

Les observations de FERNANDEZ-GALIANO (1958) sur *Polyplastron multivesiculatum* sont très voisines des nôtres, mais, nous avons déjà eu l'occasion de le mentionner, concluent à la non-soudure des deux segments adoraux, alors que celle-ci nous paraît certaine. Exception faite de quelques individus sortant de division ou ayant été lésés lors de la confection des préparations, la bande adorale est continue, chez *Polyplastron* comme partout ailleurs. Il est vrai que, chez *Ostracodinium obtusum obtusum*, nous avons noté certains aspects semblant indiquer une effective discontinuité : en réalité, lorsque les exemplaires sont suffisamment imprégnés, on observe une liaison indiscutable entre les deux segments adoraux, mais cette zone

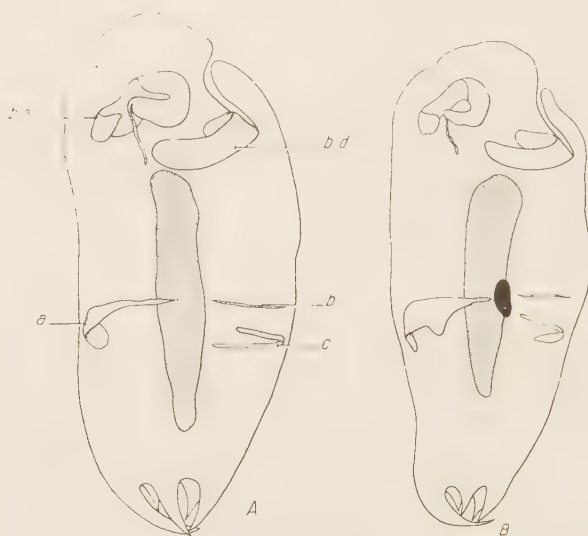


FIG. 24. — *Epidinium ecaudatum cattanei*. — A et B, deux stades du développement des ébauches infraciliaires lors de la division (individu vus par le côté gauche). a., ébauche adorale principale ; b., ébauche adorale secondaire (sur le côté gauche) ; b. a., bande adorale ; b. d., bande dorsale ; c., ébauche dorsale. ($\times 380$.)

est plus mince et suit un trajet irrégulier, devant contourner le bord dorsal de la plaque squelettique.

Le fait frappant réside ici, comme chez *Entodinium*, dans la double ébauche de la future zone ciliaire adorale. Nous avons pu vérifier sa réalité sur le vivant : au moment où poussent les cils, les extrémités des deux ébauches sont très voisines l'une de l'autre, presque au contact ; il serait difficile de les distinguer si l'on ne constatait un net déphasage dans le mouvement des cils, en rapport, évidemment, avec une discontinuité de l'infraciliature.

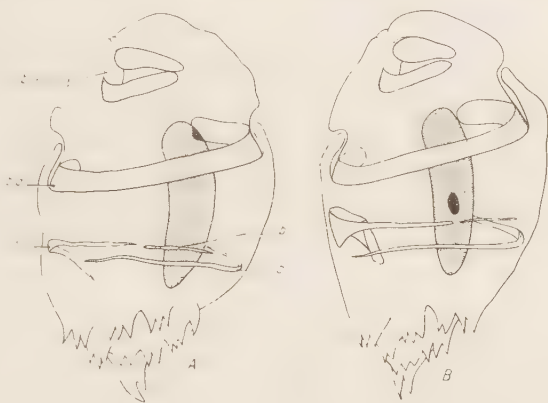
Epidinium : Bien que nos documents concernant ce genre soient assez peu nombreux, nous pouvons affirmer que la division ressemble beaucoup à celle des *Diplodinium*. Nous retrouvons, au début du processus, les trois bandes caractéristiques : deux pour la zone adorale et une pour la zone dorsale (fig. 24 A). Le segment adoral principal est situé principalement sur le côté droit, comme pour *Entodinium* ; il ne possède qu'un bras assez court sur le côté gauche. Large dans sa partie ventrale, il s'amincit progressivement à droite. Dans son prolongement se trouve la deuxième ébauche adorale,

très mince, qui va jusqu'au bord dorsal. Un peu en arrière, l'ébauche de la zone dorsale a la forme d'un arc partagé en deux par la ligne médio-dorsale ; cette situation est conforme à ce qu'elle sera ultérieurement.

Par la suite (fig. 24 B), la bande adorale principale s'élargit assez nettement dans sa région dorsale ; l'ébauche secondaire reste mince. Ceci confirme notre opinion selon laquelle elle doit correspondre à la partie intra-infundibulaire de la future bande, car on sait que, chez *Epidinium*, c'est une mince bandelette. La jonction entre le bras droit de l'ébauche principale et l'extrémité dorsale de cette future bandelette s'accompagne, il est facile de l'imaginer, d'un mouvement d'enroulement qui explique la torsion antérieure caractéristique du genre.

Ophryoscolex (fig. 25) : les ébauches des futures zones ciliaires de l'opisthe

FIG. 25. — *Ophryoscolex purkinjei*. — A et B, deux stades du développement des ébauches ciliaires lors de la division (individus vus par le côté gauche). Mêmes symboles que pour la figure 24. ($\times 280$.)



apparaissent entre les deux rangées de vacuoles. La principale ébauche adorale est un arc situé dans la région ventrale ; le plan sagittal le partage en un bras gauche sensiblement horizontal et en un bras droit un peu plus court qui descend en oblique vers le pôle postérieur. La partie médiane de cette bande est toujours un peu plus large que ses extrémités. Dans le prolongement de son bras gauche, à côté du macronucleus, se trouve la deuxième ébauche adorale. Ici la solution de continuité entre les deux éléments est très peu marquée ; elle semble cependant exister comme chez les autres *Ophryoscolecidae*. Le futur arc dorsal commence à droite, près du bord dorsal du macronucleus, et descend en oblique vers la face dorsale du Cilié qu'il contourne, puis court sur le côté gauche suivant une ligne horizontale un peu postérieure à celle des ébauches orales.

L'organisation de ces bandes, qui, au début, n'est bien nette que dans la partie ventrale de la future zone adorale et dans la partie dorsale de l'autre, progresse peu à peu. L'extrémité droite de l'ébauche adorale principale s'élargit considérablement, s'enroule et s'enfonce à l'intérieur du corps, si profondément que nous n'avons plus réussi à l'imprégner par l'argent. Des coupes sérieées colorées à l'hématoxyline nous ont fort bien

montré les premiers stades de la division (fig. 26), tout à fait comparables à ceux de *Polyplastron multivesiculatum* ; mais nous avons vainement tenté de suivre le détail des mouvements morphogénétiques qui aboutissent à la structure complexe décrite plus haut (p. 555) ; jamais nous n'avons réussi à en saisir les étapes intermédiaires.

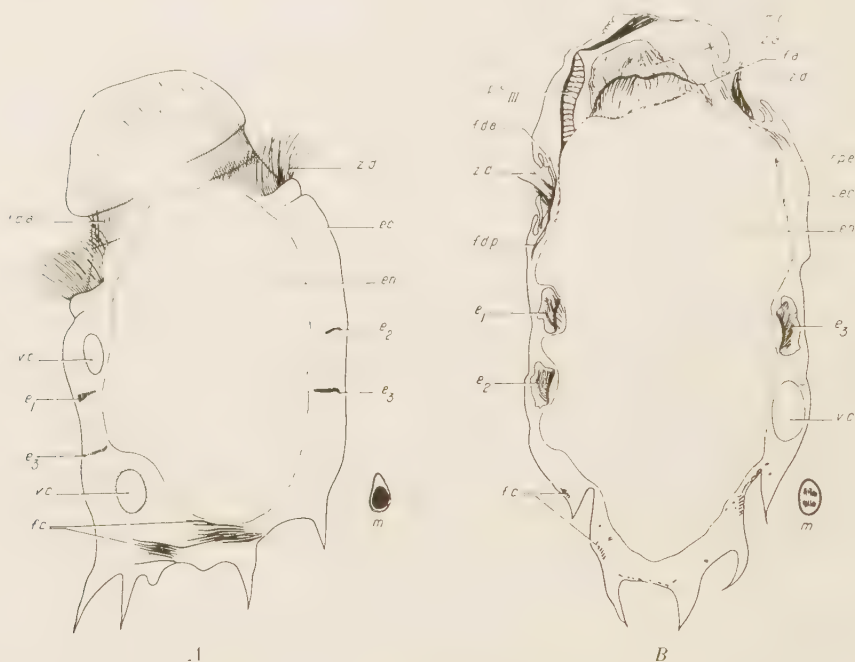


FIG. 26. — *Ophryoscolex caudatus*. Coupes parasagittales d'individus en division. — A, stade très précoce : le micronucleus *m* (observé sur une coupe sériée) présente encore un aspect interphasique ; B, stade plus avancé : le micronucleus *m* est en anaphase. *e*₁, *e*₂, *e*₃, les trois ébauches infraciliaires ; *ec.*, ectoplasme ; *en.*, endoplasme ; *f. a.*, fibres rétrociliaires adorales ; *f. c.*, fibres caudales ; *f. d. a.*, fibres rétrociliaires dorsales antérieures ; *f. d. p.*, fibres rétrociliaires dorsales postérieures ; *mo.*, pseudo-motorium ; *p. s. III*, plaque squelettique III ; *r. p. e.*, réseau péri-endoplasmique ; *v. c.*, vacuole contractile ; *z. a.* et *z. d.*, zones ciliaires adorale et dorsale. (× 480.)

c. CONCLUSION. — L'élaboration intracytoplasmique des zones ciliaires au cours de la division des *Ophryoscolecidae* a été observée par SCHUBERG (1891), EBERLEIN (1895) et GÜNTHER (1899), mais aucun de ces auteurs n'a remarqué la double ébauche de la future zone adorale. Un travail récent de FERNANDEZ-GALIANO (1958) est venu confirmer nos propres constatations. Le phénomène nous semble très particulier et nous ne voyons pas bien à quoi le comparer. Par contre, le développement intracytoplasmique de la nouvelle frange ciliaire existe également chez tous les Oligotriches et Tintinnides, à une exception près (voir FAURÉ-FRÉMIET, 1953). Et, si, dans certains cas comme *Halteria grandinella* (FAURÉ-FRÉMIET, 1953) et *Strombidium mirabile* (PÉNARD, 1916), une continuité directe a pu être

observée entre les blépharoplastes du proter et ceux de l'opisthe, l'origine de ceux-ci reste généralement énigmatique. De même, chez les *Ophryoscolecidae*, et sans doute tous les Entodiniomorphes, les zones ciliaires semblent se former entièrement *de novo*.

Quelques images de division ont été observées au microscope électronique. Nous avons vu quelques blépharoplastes groupés dans l'ectoplasme, à mi-hauteur du corps ; puis ces blépharoplastes alignés sur la face interne d'une vacuole creusée dans le cytoplasme (Pl. V, fig. 1 et 2) ; ensuite, les cils développés à l'intérieur de cette vacuole de division (Pl. V, fig. 3) ; ces aspects confirment nos observations optiques, mais ne leur ajoutent rien et ne permettent pas de répondre à la question essentielle : l'origine des blépharoplastes qui contribuent à l'édification des ébauches.

3° *Existe-t-il une infraciliature somatique ?* — D'après KANTOR (1956), il existerait chez les *Entodinium*, outre l'infraciliature buccale, une infraciliature somatique (1) composée, suivant les espèces, de 50 à 77 cinéties méridiennes. Leurs blépharoplastes ne seraient pas ciliifères et représenteraient les vestiges de la ciliature somatique existant chez les espèces d'où sont issus les *Ophryoscolecidae* (sans doute des Hétérotriches).

Cette idée avait déjà vu le jour dans le travail de BRETSCHNEIDER (1934), quoi que de façon moins explicite, cet auteur considérant les épaississements punctiformes égrenés le long des fibres du « rete argenteum » comme des grains basaux rudimentaires.

Du travail de KANTOR, seul a paru, au moment où nous écrivons ces lignes, un court résumé sans dessins. Nous manquons donc des documents essentiels. En particulier, nous n'arrivons pas à comprendre, d'après ce texte, si les cinétosomes somatiques sont ou ne sont pas censés participer à l'élaboration des futures structures buccales, au moment de la division, donc quelle est leur valeur exacte.

Les résultats de KANTOR ont été obtenus en utilisant la technique d'imprégnation argentique de Chatton, laquelle ne nous a jamais révélé l'infraciliature adorale. Par contre, celle-ci est fort bien mise en évidence par la technique de del Rio Hortega. Sur les frottis ainsi imprégnés, on observe parfois, à la surface du corps des *Entodinium* et *Diplodinium*, de fines lignes méridiennes régulièrement espacées et parsemées de grains, qui correspondent sans aucun doute au « Silberliniensystem » de JACOBSON (1931) et au « rete argenteum » de BRETSCHNEIDER (1934). Mais ces lignes, nous le montrerons plus loin, sont tout simplement des sillons cuticulaires, c'est-à-dire qu'elles représentent l'argyrome. Les grains sont-ils des épaississements de ces sillons ou des blépharoplastes non ciliifères ? Seul le microscope électronique peut permettre de donner une réponse ; mais celle-ci n'est pas catégorique. En effet, si la grande majorité de nos photographies (plus de 700) ne montre aucun blépharoplaste somatique, ceux-ci

(1) On oppose classiquement, chez les Ciliés, la ciliature somatique formée de cinéties méridiennes à la ciliature buccale différenciée, mais, chez les *Ophryoscolecidae*, il existe également une ciliature somatique différenciée : la zone ciliaire dorsale.

semblent visibles dans trois cas (Pl. VI, fig. 3, par exemple). Nous disons bien « semblent visibles », car il reste toujours possible que nous ayons affaire à des blépharoplastes en train d'édifier une ébauche ciliaire, à un stade très précoce de la division. Cette interprétation semble d'autant plus plausible que la disposition des grains basaux apparaît assez anarchique. Il est bien certain que nos trois documents ne peuvent être négligés, mais leur nombre est trop faible cependant pour nous permettre de souscrire sans réserves à la thèse de KANTOR. De toute manière, le problème de l'origine des blépharoplastes qui viennent participer à l'élaboration des ébauches ciliaires de l'opisthe reste entier.

B. Étude cytologique des zones ciliaires.

Quelle est la structure d'une zone ciliaire adorale ou dorsale, de quels éléments se composent-elles, comment ceux-ci sont-ils organisés, telles sont les questions qui se posent maintenant. L'étude comparative des diverses espèces nous a appris que cette structure était à la fois très particulière et très constante ; elle est la même chez un *Entodinium* et chez un *Ophryoscolex*. Nous parlerons donc des *Ophryoscolecidae* en général, sans préciser, le plus souvent, sur quelles espèces ont été faites nos observations.

1° *Cirres ou membranelles* ? — Les cils de chaque zone, sauf toutefois ceux qui sont intra-infundibulaires, sont groupés en petites touffes ayant la forme d'un pinceau, que les auteurs ont nommées tantôt membranelles, tantôt cirres. En vérité, aucun de ces deux termes ne convient réellement, car une observation, même rapide, montre qu'il s'agit d'une agglomération de cils temporaire et non permanente. La cohésion est assurée par un mécanisme inconnu ; on la voit fréquemment disparaître, peut-être en raison des conditions défavorables dans lesquelles sont placés les Ciliés examinés. Les fixateurs ne conservent qu'assez rarement le groupement en pinceaux ; celui-ci disparaît presque toujours lorsque les zones ciliaires sont invaginées.

Les groupements pénicillés de cils, tels qu'on les observe chez les *Ophryoscolecidae*, ne sont certes pas des membranelles dont la section est typiquement rectangulaire et dont les bases sont toujours bien séparées, bien distinctes. Les appellations « zone adorale de membranelles » ou « zone dorsale de membranelles » sont donc à rejeter. Mais il ne s'agit pas non plus de cirres, car, si ces formations ont une section circulaire, elles ont aussi une rigidité et une autonomie que ne possèdent pas les touffes ciliaires des *Ophryoscolecidae* ; de plus, les cirres font, en principe, toujours partie de la ciliature somatique.

GELEI et SEBESTYEN (1932), après une étude attentive des groupements ciliaires des *Ophryoscolecidae*, ont conclu à leur originalité et proposé de les nommer « Syncilien », ce qu'on peut traduire par « syncils ».

2° *Infraciliature et baguettes infraciliaires.* L'infraciliature, nous l'avons dit en commençant ce chapitre, est fort bien mise en évidence par la méthode d'imprégnation argentique de del Rio Hortega. Sur les mêmes préparations, on peut voir également imprégnée l'infraciliature beaucoup plus classique des *Isotrichidae*, ce qui ne laisse guère de doute sur la nature exacte des structures ainsi mises en évidence.

Les stries juxtaposées qui constituent les bandes infraciliaires (Pl. I, fig. 1.) nous sont apparues formées d'une baguette surmontée d'une file de granules (fig. 27). Sur ces derniers sont implantés les cils; ce sont donc les blépharoplastes, ou cinétosomes d'après la terminologie de CHATTON et LWOFF.

Nous pensons pouvoir interpréter cette infraciliature assez particulière de la manière que voici :

— Chaque zone ciliaire a la forme d'un ruban sur laquelle les cils sont implantés suivant de courtes lignes obliques et parallèles entre elles, équivalant à des cinéties ;

— A la base de chaque cil se trouve un corpuscule, le blépharoplaste ou grain basal ;

— Les lignes de blépharoplastes sont sous-tendues par des baguettes infraciliaires, mais aucune fibre analogue à un cinétodesme n'est visible.

Nos images d'infraciliature confirment que nous n'avons affaire ni à des membranelles, ni à des cirres. En effet, les lignes de blépharoplastes ne sont nullement groupées par deux ou trois comme à la base d'une membranelle d'Hétérotriche, d'Hypotriche ou d'Oligotriche. Elles ne dessinent pas non plus de figure circulaire ou ovale analogue à ce qui s'observe à la base d'une cirre.

Le long de chaque baguette infraciliaire, près d'une de ses extrémités, on note la présence d'une ou plusieurs granulations. Nous avons cru (NOIROT-TIMOTHÉE, 1956 a) pouvoir les comparer aux cinétosomes primaires décrits par CHATTON et SEQUELA (1940) à la base des membranelles et des cirres d'*Euplotes* ; nous avons à présent complètement éliminé cette hypothèse en raison des renseignements fournis par la microscopie électronique (cf. p. 573).

Les baguettes infraciliaires se colorent par la laque d'hématoxyline ferrique, mais faiblement, ce qui rend leur identification assez difficile au milieu des fibres fortement sidérophiles qui se trouvent dans les mêmes zones. On peut encore les mettre en évidence, toujours sur coupes, par le bleu de bromophénol mercurique ; elles sont donc constituées par des protéines riches en groupements amino-acides.

Signalons enfin que sur les baguettes infraciliaires sont insérées les fibres rétrociliaires, comme nous le verrons au chapitre VI (p. 634).

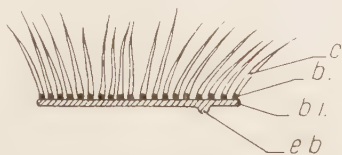


FIG. 27. — Interprétation d'une ligne ciliaire. — La ligne de blépharoplastes (b.) d'où sont issus les cils (c.) est soulignée par une baguette infraciliaire (b. i.) portant un épaississement (e. b.).

C. Ultrastructure des zones ciliaires.

1° **Le cil.** — Jusqu'à l'utilisation du microscope électronique en cyto-logie, on admettait classiquement que le cil était formé d'un axe fibreux, l'axonème, entouré d'une gaine plasmatisque. Des observations particuliè-rement favorables avaient même permis à certains auteurs d'entrevoir le caractère composite de l'axonème.

Cils et flagelles furent parmi les premiers objets observés au microscope électronique. Leur faible épaisseur permettait en effet de les étudier après ombrage, soit entiers, soit dissociés. Les premiers résultats semblaient indiquer des variations de structure (JAKUS et HALL, 1946 ; PITELKA, 1949 ; BRETSCHNEIDER, 1950 ; BROWN, 1951 ; BROWN et COX, 1954 ; KRÜGER et WOHLFARTH-BOTTERMANN, 1952...), mais la présence constante d'un faisceau de fibrilles dont le nombre oscillait entre 10 et 12. La découverte de la technique d'inclusion au méthacrylate (NEWMAN, BORYSKO et SWERD-Low, 1949) et la possibilité d'obtenir des coupes ultrafines (environ 200 Å) devaient rapidement permettre d'établir la structure des cils et des flagelles, et de constater que celle-ci restait fondamentalement la même, quel que soit l'organisme étudié, animal ou végétal, uni- ou pluricellulaire.

Les cils des *Ophryoscolecidae* ont la forme d'un cylindre mesurant environ 250 μ de diamètre. La pellicule qui les recouvre est en continuité avec celle qui revêt tout le corps ; les cils ne sont donc, en somme, que des sortes d'expansion digitées de la surface de la cellule. Chacune renferme un cytoplasme apparemment non structuré et un faisceau de vingt fibrilles longitudinales. En coupe transversale, elles se présentent comme des anneaux sub-circulaires ou ovales ; ce sont donc des tubules à la paroi plus dense aux électrons que la partie centrale. Dix-huit de ces fibrilles sont accolées deux à deux et forment un cylindre de 200 μ de diamètre dont l'axe est occupé par les deux dernières fibrilles, très légèrement écartées l'une de l'autre. Cette organisation, aujourd'hui bien connue, puisque com-mune à tous les cils et flagelles étudiés, s'observe sur plusieurs de nos photographies (Pl. III, IV et XVIII) et nous l'avons schématisée sur le dessin de la figure 28 (1).

2° **Le blépharoplaste.** — Les cils comme les flagelles sont tous issus d'un grain basal intracytoplasmique qu'on a coutume de nommer blé-pharoplaste quand il s'agit de Flagellés, mais qui, chez les Ciliés, a été baptisé cinétosome par CHATTON et LWOFF. On peut certes considérer que ces termes sont synonymes et employer indifféremment l'un ou l'autre. Mais le cinétosome, d'après les inventeurs du mot, est formé de deux éléments, l'un permanent ou granule infraciliaire, l'autre qui apparaît avec le cil et disparaît avec lui, dit corpuscule ciliaire ; or le microscope électro-nique n'a pas jusqu'à présent confirmé cette dualité substantielle. Pour

(1) Nous n'avions pas encore eu connaissance, au moment de la rédaction de cet article, des précisions nouvelles qui ont été apportées récemment sur la structure fine des cils ou des flagelles et de leurs grains basaux, notamment par AFZELIUS, GIBBONS et ANDRÉ.

cette raison, et aussi pour éviter les implications théoriques attachées au terme de cinétosome, nous lui préférons celui de blépharoplaste, qui nous semble plus purement descriptif. En nous rapportant au sens étymologique, c'est le corpuscule qui « engendre le cil ».

Le blépharoplaste, étudié au microscope électronique, n'est pas un « grain », mais un cylindre : sa paroi est constituée par les prolongements intracytoplasmiques des neuf paires de fibrilles périphériques du cil. Les fibrilles axiales n'y pénètrent pas ; elles se terminent au niveau de la limite externe du corps, sur un grain sombre, le *grain axial* qui, chez les *Ophryoscolecidae*, est toujours accompagné vers l'intérieur d'une petite calotte hémisphérique (NOIROTTIMOTHÉE, 1958 *b*) et souvent entouré d'une sorte de halo clair (Pl. III, fig. 1, 2 et 3). Le grain axial marque l'extrémité distale du blépharoplaste, sans qu'il soit possible de préciser s'il fait partie de celui-ci ou du cil ; il n'y a, en effet, aucune solution de continuité entre les deux éléments, et la distinction est purement artificielle. Le grain axial ne semble pas présent dans les blépharoplastes non cilifères (Pl. V, fig. 1 et 2), aux premiers stades de la division, mais nous en avons photographié un trop petit nombre pour pouvoir l'affirmer avec certitude.

Le cylindre blépharoplastique renferme un cytoplasme apparemment analogue à celui du cil, c'est-à-dire non structuré ; toutefois, on y trouve fréquemment quelques granulations plus denses aux électrons, parfois groupées à mi-hauteur (Pl. III, fig. 1, 2 et 3). En coupe transversale, elles peuvent faire croire à la présence de fibrilles axiales dans le blépharoplaste, mais un examen attentif révèle vite leur véritable nature.

Nous avons cru, au début de notre étude, que les fibrilles périphériques se prolongeaient identiques à elles-mêmes jusqu'à l'extrémité postérieure

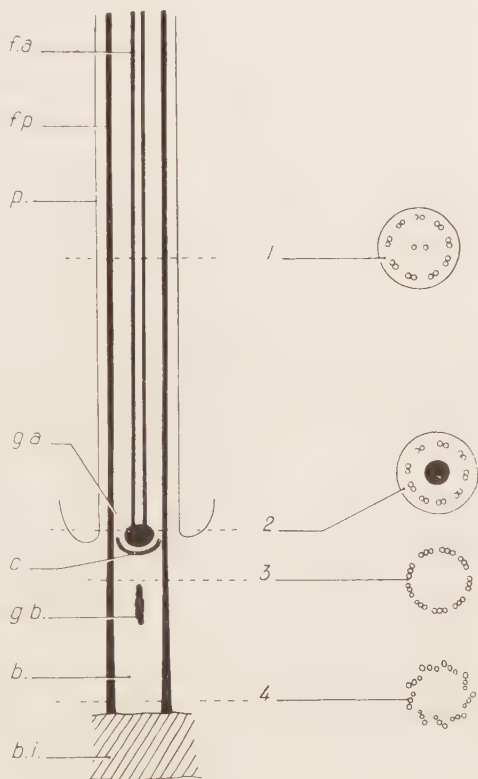


FIG. 28. — Schéma du cil et du blépharoplaste d'après les données de la microscopie électronique. — A gauche, coupe longitudinale ; à droite, coupes transversales au niveau du cil (1), du grain basal (2), dans la partie antérieure du blépharoplaste (3) et dans sa partie postérieure. *b.*, blépharoplaste ; *b. i.*, baguette infraciliaire ; *c.*, petite calotte ; *g. a.*, grain axial ; *g. b.*, granulations du blépharoplaste ; *f. a.*, fibres axiales du cil ; *f. p.*, fibres périphériques ; *p.*, pellicule.

du blépharoplaste, et c'est ce qui ressort du schéma donné alors. Une étude plus poussée nous a révélé l'existence d'une petite complication retrouvée simultanément pour les flagelles des Opalines (NOIROT-TIMOTHÉE, 1959 a). Pratiquée dans la partie distale du blépharoplaste, une coupe transversale montre effectivement une couronne de neuf paires de fibrilles ; mais, dans la partie moyenne, nous trouvons neuf groupes, non plus de deux, mais de trois fibrilles, parfois même, mais plus rarement, de quatre. La ligne unissant les centres des fibrilles de chaque groupe forme alors un angle de 90° avec un rayon du cylindre ; puis, à mesure qu'on approche de la base du blépharoplaste, cet angle varie et les fibrilles se disposent en hélice, comme le montre la figure 28.

En coupe longitudinale, cette organisation se traduit par un épaississement de la paroi dans la région basale. Il est difficile de préciser l'origine exacte des fibrilles nouvelles ; il pourrait s'agir, ont dit certains auteurs (RHODIN et DALHAMN, 1956), d'une bifurcation, d'une ramification des fibrilles originelles ; c'est possible, mais aucune image ne vient à l'appui de cette hypothèse et nous pensons plutôt à une addition d'éléments nouveaux qui viennent se juxtaposer aux anciens. On pourrait également supposer que cet aspect représente une image de début de division du blépharoplaste. Nous en reparlerons plus loin (p. 576).

3° Les baguettes infraciliaires. — Le tube blépharoplastique des *Ophryoscolecidae* n'est pas ouvert à sa base comme chez les autres Ciliés, mais fermé par ce qui apparaît sur certaines coupes longitudinales comme une masse sombre de contour sensiblement rectangulaire et aux angles effacés (Pl. III, fig. 2 et Pl. XVI, fig. 1). Sur d'autres coupes longitudinales et sur les coupes transversales, ces éléments sont allongés et s'étirent parallèlement aux lignes ciliaires (Pl. III, fig. 3 et Pl. IV, fig. 1 et 2). Il ne fait pas de doute qu'il s'agit des baguettes infraciliaires déjà observées en microscopie optique. Nos premières photographies les montraient de structure uniforme et nous les avons alors considérées sans difficulté comme des éléments squelettiques. Depuis, nous avons constaté que leur structure est le plus souvent hétérogène : 1° sur certaines coupes longitudinales (par rapport aux cils), la baguette semble creusée d'une cavité remplie d'une masse nettement plus claire que le cortex (Pl. III, fig. 2) ; cet aspect n'étant pas constant, il faut supposer qu'il y a, le long d'une même baguette, alternance de parties pleines et de parties évidées ; 2° d'autre part, sur une coupe transversale comme celle de la planche IV, figure 2, on constate une variation de la largeur des baguettes en même temps qu'une succession régulière de parties sombres assez longues et de minces bandes plus claires. Mais nous n'observons pas toujours cette structure périodique ; y a-t-il une différence entre espèces, ou entre zone adorale et zone dorsale, ou encore entre les différentes parties d'une même bande infraciliaire ? C'est peu probable. A notre avis, c'est la qualité de la fixation qui est responsable de cette inconstance.

Il n'est pas douteux que l'alternance régulière de zones sombres et de

disques clairs suggère l'idée d'une structure contractile (1). Les zones infraciliaires sont d'ailleurs le siège de pulsations régulières et importantes, facilement observables sur le vivant. Mais faut-il imputer ces mouvements à la présence d'éléments contractiles ? Si oui, ce sont peut-être les baguettes infraciliaires, mais peut-être aussi les fibres rétrociliaires. Ou bien c'est la contractilité propre du cytoplasme qui est à l'origine de ces déformations que les baguettes infraciliaires ne font que suivre passivement. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous aurons malheureusement l'occasion de le redire plusieurs fois, l'ultrastructure d'un organe de Protozoaire ne renseigne absolument pas sur sa fonction, sans doute parce que nos moyens d'investigation sont encore trop limités et ne nous permettent pas une analyse suffisamment poussée.

De place en place, on observe un épaississement local très important des baguettes infraciliaires (Pl. XVI, fig. 1); leur hauteur est plus que doublée. Nous avons certainement affaire à la traduction ultramicroscopique de l'épaississement granuleux vu sur les frottis imprégnés à l'argent. C'est à cet endroit que se fait l'insertion des plus grosses fibres rétrociliaires.

4° **Le groupement des cils.** — La microscopie électronique montre à son tour qu'il ne s'agit ni de membranelles, ni de cirres. Toutes les sept, huit ou neuf rangées de cils, on observe une très légère discontinuité, un intervalle un peu plus grand, marquant la séparation entre deux syncils (Pl. IV, fig. 1); mais aucune interruption n'existe au niveau de l'infraciliature, alors que, pour les membranelles, par exemple celles d'un *Stentor* (RANDALL et FITTON-JACKSON, 1958), les blépharoplastes sont très manifestement groupés sur deux ou trois rangées séparées des voisines par un espace important. Un cirre, par exemple d'*Euplotes* (ROTH, 1957), forme une entité bien définie, qui n'a rien de commun avec les syncils des *Ophryoscolecidae*. Rien n'indique comment est assurée la cohésion des cils.

À l'extérieur de la couronne ciliaire adoraie, on observe parfois quelques autres cils mêlés à des replis cuticulaires très particuliers (Pl. II, fig. 1 et Pl. IV, fig. 3). Quelques-uns sont souvent de taille anormale, comme s'ils avaient subi un gonflement intéressant à la fois la gaine et le faisceau fibrillaire. Il nous apparaît que nous avons affaire à la petite formation pénicillée parfois visible sur le bord ventral du bourrelet cilifère (cf. p. 541 et fig. 3 et 4), mais nous ne voyons pas son infraciliature sur les imprégnations argentiques. Il doit évidemment s'agir d'un tout petit nombre de blépharoplastes qui peuvent passer inaperçus en raison de leur position ventrale ; en effet, l'aplatissement latéral des Ciliés implique une observation plus aisée, sur les frottis, des côtés droits et gauches que des faces dorsales ou ventrales.

On peut aussi supposer que les blépharoplastes de ces cils latéraux correspondent à la partie périphérique de la bande infraciliaire. GELEI et SEBESTYEN (1932) estiment en effet que la zone ciliaire adoraie des

(1) La striation périodique des fibres de collagène et de certains organites de Protozoaires (filaments parabasaux, fibres cinétodesmiennes, fibres du pédoncule des Vorticellides, etc.) est assez différente parce que beaucoup plus fine.

Ophryoscolecida est formée de trois parties concentriques : vers l'extérieur, quelques cils libres, puis des syncils servant à la nage et, à l'intérieur, d'autres syncils amenant la nourriture vers la bouche. Cette différenciation n'est nullement visible, ajoutent-ils, au niveau des grains basaux. Nous n'avons fait aucune observation de ce genre sur le vivant et ne croyons guère à l'existence des trois zones; cependant, il est possible que, au moins en certains points, quelques cils périphériques ne s'associent pas à leurs voisins et s'isolent au milieu des replis pelliculaires.

Mais l'étude des ébauches ciliaires au moment de la division nous suggère une autre solution. Sur un petit secteur ventral de l'ébauche ciliaire principale, on constate souvent que les baguettes sont beaucoup plus longues (fig. 21 A, 22 B et D, 24 B). La petite excroissance ainsi formée pourrait fort bien être à l'origine de la touffe ciliaire ventrale. Mais, repliée contre le reste de la bande, elle n'est sans doute guère perceptible sur les frottis.

Évidemment, le rôle de cette petite touffe ciliaire reste énigmatique. Notons toutefois que quelque chose d'analogue semble exister chez *Cycloposthium bipalmatum*.

5° **Fibres cinétodesmiennes.** — De la partie tout à fait basale des blépharoplastes se détachent latéralement de courtes fibres qui courent parallèlement à la rangée de blépharoplastes et à la baguette infraciliaire sous-jacente (Pl. IV, fig. 2). Elles évoquent les fibres de position et d'origine analogues observées chez *Opalina ranarum* (NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 d et 1959 a) ; nous les désignerons sous le même nom, celui de fibres cinétodesmiennes. Mais elles sont, chez les *Ophryoscolecida*, beaucoup moins nombreuses que chez les Opalines. Chez celles-ci, chaque blépharoplaste est à l'origine de sept ou huit étages de deux fibrilles, tandis que, chez les premiers, il n'y a que deux ou trois fibres superposées. Ce petit nombre, joint à la faible surface de la ciliature, fait que nous n'avons observé les fibres cinétodesmiennes qu'assez rarement et que nous ne savons rien sur leur structure exacte. Elles semblent finir dans le cytoplasme sans se relier à aucun élément figuré.

Du côté opposé à celui d'où partent les fibres cinétodesmiennes se détache une courte fibre qui relie le blépharoplaste à son voisin immédiat; c'est la fibre interblépharoplastique (Pl. IV, fig. 2).

6° **Discussion de quelques problèmes.** — a. L'ULTRASTRUCTURE DES BLÉPHAROPLASTES. — Les blépharoplastes des *Ophryoscolecida* possèdent la même ultrastructure que ceux des autres Ciliés ou Flagellés ; le fait qu'ils soient fermés à leur base par les baguettes infraciliaires n'y change rien, car il s'agit là d'un élément juxtaposé au blépharoplaste, mais n'en faisant pas partie (1). Nous avons personnellement étudié les blépharoplastes d'*Opalina ranarum*, de *Devescovina striata*, de *Calonympha* sp.,

(1) Il semble qu'aux tout premiers stades de la division il y ait des blépharoplastes sans baguettes ; celles-ci apparaissent ultérieurement. Dans ces conditions, il convient de les considérer comme des dérivés blépharoplastiques, au même titre, par exemple, que l'axostyle des Flagellés.

de *Paramecium caudatum*, d'*Isotricha*, etc. ; la structure est toujours la même (NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 *b*, 1959 *a*). Chez *Paramecium caudatum*, cependant, il existe, en dessous du grain basal, un septum transverse qui modifie assez nettement l'apparence. Les images obtenues par d'autres auteurs sont exactement superposables aux nôtres (par exemple, celles de RANDALL et FITTON-JACKSON, 1958, pour *Stentor*). Contrairement à ROTH (1956, 1957), nous pensons que les fibres axiales du cil ne pénètrent *jamais* à l'intérieur du blépharoplaste. Nos observations ne nous laissent aucun doute sur ce point.

Les structures plus compliquées observées dans le cas des épithéliums vibratiles (FAWCETT et PORTER, 1954 ; RHODIN et DALHAMN, 1956) proviennent sans doute de l'adjonction d'éléments accessoires qui masquent partiellement la structure fondamentale.

En tout cas, rien, dans nos observations comme dans celles publiées jusqu'à ce jour, n'est venu confirmer la thèse de la dualité substantielle des cinétosomes, proclamée par CHATTON et son école comme fondamentale (CHATTON, LWOFF et LWOFF, 1931). Même si le grain axial n'existe pas dans les blépharoplastes non cilières et apparaît seulement au moment de la poussée du cil, sa petite taille ne permet pas de l'homologuer au corpuscule ciliaire ; il est d'ailleurs situé à l'intérieur du cylindre blépharoplastique, qu'il conviendrait alors de comparer au granule infraciliaire, et non en position excentrique, comme le veut la théorie de CHATTON. C'est une des raisons pour lesquelles nous avons préféré le terme de blépharoplaste à celui de cinétosome.

b. LA CONTINUITÉ GÉNÉTIQUE DES BLÉPHAROPLASTES. — Autre point sur lequel CHATTON et ses collaborateurs ont longuement insisté : la continuité génétique des cinétosomes et la permanence de l'infraciliature. Les exemples qu'ils ont donnés sont d'ailleurs particulièrement probants et démonstratifs, qu'il s'agisse des Acinétiens (CHATTON, LWOFF, LWOFF et TELLIER, 1929) ou des Apostomes (CHATTON et LWOFF, 1935). Dans la plupart des cas bien étudiés, l'ébauche buccale de l'opisthe est en continuité avec la bouche primitive par l'intermédiaire d'une cinétie stomatogène ou de la ciliature générale. Chez les Pérित्रiches, on observe une continuité directe ; il y a division de la bouche et de sa ciliature (CHATTON et VILLENEUVE, 1937).

Mais, chez les *Ophryoscolecidae*, comme chez les Oligotriches et les Tintinnides, que se passe-t-il exactement ? D'où viennent les blépharoplastes qui se groupent sur le plan équatorial ? Nous n'en savons rien, et personne, pas plus SCHUBERG (1889) qu'EBERLEIN (1895), GÜNTHER (1899), KANTOR (1956) ou FERNANDEZ-GALIANO (1958) ne semble avoir résolu le problème. Les blépharoplastes se forment-ils *de novo in situ* ? Ou bien proviennent-ils de la division d'éléments de l'ancienne zone adorale, suivie d'une migration, soit à travers l'ectoplasme, soit le long de l'œsophage ? Ou encore y a-t-il toujours quelques blépharoplastes « erratiques » susceptibles de se rassembler en un lieu déterminé et de s'y multi-

plier ? Les blépharoplastes sous-cuticulaires, dont nous avons noté la présence à trois reprises sur nos photographies électroniques (568), pourraient fort bien être des éléments migrants ou erratiques, mais on peut faire tant d'hypothèses à leur sujet que leur intérêt se trouve finalement bien réduit.

c. COMMENT SE FORME UN NOUVEAU BLÉPHAROPLASTE ? — Après avoir régné en maître pendant des années, la thèse de la néoformation des blépharoplastes semblait définitivement abandonnée. Il était à peu près universellement admis que tout blépharoplaste provenait de la division d'un blépharoplaste préexistant ou, dans les cas de certains Flagellés, de celle du centrosome. La microscopie électronique semble avoir quelque peu modifié les données du problème. En dépit des grossissements obtenus, mais peut-être en raison de la faible épaisseur des coupes, les images de division des organites cellulaires restent rarissimes. Quelques aspects d'appareils de Golgi ont été interprétés comme des dictyocinèses (BUVAT, 1958; LANCE, 1958); cependant, certains auteurs (GRASSÉ, 1957 *b*) sont convaincus que, dans le cas de cet organite, il peut y avoir non pas division mais néoformation.

En ce qui concerne les blépharoplastes, aucune image de division, de bourgeonnement, n'a encore été observée par aucun auteur. Nous avons remarqué deux aspects qui nous semblent dignes d'être commentés, bien que ne se rapportant pas à des *Ophryoscolecidae*. Premièrement, sur une coupe tangentielle d'*Opalina ranarum* (Pl. VI, fig. 2), très légèrement en dehors de la ligne de blépharoplastes, on voit un demi-cercle formé par des fibrilles tubulaires accolées. On peut penser qu'il s'agit d'un demi-blépharoplaste en train de compléter son organisation. ROTH (1958 *b* et communication personnelle) a obtenu des images analogues en examinant des *Euplotes* en cours de division. Notre deuxième document représente une coupe de *Cycloposthium bipalmatum* (Pl. VI, fig. 1). On y voit, en dessous de la pellicule, un certain nombre de blépharoplastes, dont les uns sont alignés et les autres disséminés au hasard. Peut-être s'agit-il d'une ébauche de zone ciliaire. Entre les blépharoplastes, on observe, à plusieurs reprises, des groupes isolés de fibrilles tubulaires, exactement semblables à ceux qui forment la paroi des grains basaux. Il est tentant de supposer que ces fibrilles vont être à l'origine de nouveaux blépharoplastes. Proviennent-elles de la division des fibrilles blépharoplastiques déjà existantes, ou bien se sont-elles formées *de novo* en face d'elles (formation par image) ? C'est bien difficile à démontrer, mais le premier terme de l'alternative est peut-être à rapprocher de la multiplication du nombre des fibrilles à la base des blépharoplastes : neuf groupes de trois, ou même de quatre, au lieu de neuf groupes de deux. Ces fibrilles supplémentaires pourraient s'isoler dans le cytoplasme et jouer le rôle de centre organisateur ; elles induiraient la formation d'autres fibrilles analogues qui viendraient se disposer en cercle suivant le schéma caractéristique. Dans ces conditions, on pourrait, au moins jusqu'à un certain point, continuer à parler de continuité

génétique des infraciliatures ; le nouveau blépharoplaste ne serait pas formé par la division de l'ancien, mais ses éléments auraient été induits à se développer par un élément « issu » du blépharoplaste préexistant.

Dans le cas des *Ophryoscolecidae*, en admettant qu'il n'y ait pas purement et simplement formation de nouveaux blépharoplastes sur le lieu où vont se développer les ébauches infraciliaires, il faut encore se demander s'il y a migration de blépharoplastes entiers ou seulement des fibrilles inductrices. Celles-ci seraient évidemment bien difficiles à reconnaître en toute certitude, les fibrillaires tubulaires de 150 à 200 Å de diamètre étant très fréquentes dans le cytoplasme des *Ophryoscolecidae* et concourant à la formation d'organites variés.

CHAPITRE III

SURFACES LIMITANTES

A. La cuticule.

1^o *Étude au microscope optique.* — Le cytoplasme des *Ophryoscolecidae* est entièrement recouvert par une cuticule épaisse, surtout quand il s'agit d'espèces de grande taille, assez rigide pour imposer au corps une forme constante, mais susceptible de se laisser déformer, par exemple lorsque l'Infusoire ingère des particules végétales de grande taille. La plupart des auteurs se sont accordés à considérer cette cuticule comme une membrane transparente, homogène, non structurée, ou possédant une fine ornementation superficielle : KOFOID et MAC LENNAN (1930-1933) parlent de fines stries longitudinales chez la plupart des espèces ; SHARP (1914) de légères « dépressions en pointe de diamant » chez *Epidinium ecaudatum* ; DOGIEL (1927), de petites protubérances alignées chez *Eudiplotodinium maggii*... Nous avons déjà signalé que des structures beaucoup plus complexes existaient chez *Eudiplotodinium medium* (NOIROT-TIMOTHÉE, 1956 c), structures qui se retrouvent d'ailleurs chez bien d'autres espèces d'*Ophryoscolecidae*, mais avec un développement moindre qui ne favorise pas leur étude.

a. CHEZ « EUDIPLODINIUM MEDIUM ». — La cuticule d'*Eudiplotodinium medium* est particulièrement épaisse (1,5 μ en moyenne). On y distingue d'une part, à l'extérieur, des fibres longitudinales, d'autre part, à l'intérieur, des fibres transversales. Leur existence peut être reconnue en observant des fragments de cuticule au microscope ordinaire ou, mieux, au microscope à contraste de phase. Mais seules les coupes colorées à l'hématoxyline ferrique permettent leur étude détaillée.

Vue sur une coupe tangentielle, la face externe de la cuticule présente un aspect chagriné dû à la présence de *filaments longitudinaux* (Pl. I, fig. 2 et 3). Ce sont des sortes de rubans aux bords irréguliers, semblant parfois composés de deux unités fibrillaires. Leur largeur atteint 0,3 à 0,4 μ , et la distance entre deux rubans voisins est sensiblement du même ordre de grandeur. De longueur très variable (de 1 à 20 μ), ils suivent un trajet rectiligne ou sinueux et, dans ce dernier cas, des anastomoses peuvent exister, d'où il résulte un aspect de réseau lâche et irrégulier. De l'examen des coupes transversales, il ressort que ces filaments externes font saillie à la surface ; on pourrait donc les comprendre comme de

simples épaississements de la membrane périphérique, mais ceci suffirait-il à expliquer leur sidérophilie?

La deuxième couche de la cuticule est formée de fibres transversales. Sur les coupes tangentielles bien colorées, elle apparaît tout d'abord, lorsqu'on l'observe avec un faible grossissement, comme une membrane sombre perforée de multiples petits orifices, ronds ou ovales, disposés assez régulièrement en quinconce. En employant un grossissement plus fort, on constate que cette membrane est en réalité formée de fibres assez grosses ($0,3 \mu$) qui ceignent le corps en suivant des trajets sensiblement perpendiculaires à son axe antéro-postérieur (Pl. I, fig. 3). Chaque filament décrit une sinusoïde (on pourrait le comparer à un brin de laine détricotée) et entre alternativement en contact avec chacune des fibres situées de part et d'autre ; ainsi se trouvent délimités les espaces clairs, de forme subcirculaire, signalés ci-dessus.

La cuticule possède partout cette structure, sauf toutefois au niveau des lèvres circumciliaires. Elle se modifie alors et, en particulier, la couche externe perd son affinité pour l'hématoxyline ferrique. Les zones affectées par ces changements sont : 1° la face interne de la lèvre dorsale interne ; 2° la face interne de la lèvre adorale interne et sa face externe, mais pas entièrement (fig. 3). Les fibres circulaires s'épaississent et donnent naissance à des formations particulières qui seront analysées au chapitre VI (p. 639), puis elles disparaissent au niveau des sillons circumciliaires internes. Autour de la zone adorale, la couche cuticulaire externe, non sidérophile, se creuse de sillons parallèles, séparant des petites protubérances bien nettes (fig. 39).

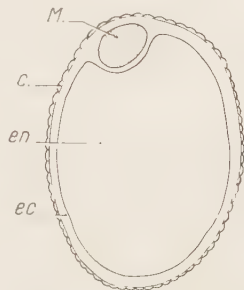


FIG. 29. — *Entodinium longinucleatum*, coupe transversale. — c., cuticule ; ec., ectoplasme ; en., endoplasme ; M., macronucleus. ($\times 800$.)

b. CHEZ LES AUTRES « OPHRYOSCOLECIDÆ ». —

Il semble que tous les *Ophryoscolecidae* possèdent une cuticule analogue, cependant son épaisseur varie suivant les espèces et les formations fibrillaires peuvent être trop ténues pour que l'étude détaillée en soit possible.

Sauf chez *Eudiplodinium maggii*, où la structure est exactement la même que chez *Eudiplodinium medium*, les filaments longitudinaux externes sont généralement plus rigoureusement alignés et rectilignes, ce qui confère à la cuticule un aspect strié plutôt que chagriné (*Ophryoscolex*, *Epidinium*, *Polyplastron*, *Diplodinium dentatum*). Chez *Entodinium*, les filaments sont plus larges et séparés par des dépressions beaucoup plus nettes et en nombre relativement constant (fig. 29). Les coupes transversales ne montrent guère qu'un bord festonné où les différences de colorations ne sont qu'à peine perceptibles, mais, sur certaines coupes tangentielles, on distingue nettement les filaments sidérophiles.

Des fibres transversales semblables à celles d'*Eudiplodinium medium* s'observent chez *Eudiplodinium maggii*, *Polyplastron multivesiculatum*

et *Ophryoscolex caudatus*. L'existence d'une seconde couche fibrillaire est certaine chez *Entodinium*, *Diplodinium dentatum* et *Epidinium ecaudatum*, mais sans que nous puissions préciser la disposition et le cours exact de ses éléments.

Les mêmes modifications de structure et d'affinités tinctoriales se retrouvent au niveau des lèvres circumciliaires.

2° *Étude au microscope électronique.* — Aucun de nos documents sur l'ultrastructure de la cuticule ne se rapporte à *Eudiplodinium medium* ; c'est, en effet, une espèce assez peu fréquente et aucun des échantillons, dont la fixation a été jugée correcte, ne la renfermait. Mais nous avons pu étudier la plupart des autres espèces, en particulier *Ophryoscolex caudatus*, *Polyplastron multivesiculatum* et *Eudiplodinium maggii*, dont la cuticule est morphologiquement semblable. Plusieurs espèces d'*Entodinium* ont également été observées.

A ce niveau de grossissement, ce n'est plus de deux éléments que la cuticule semble formée, mais de quatre.

1° Tout à fait à la périphérie, il existe une mince membrane assez osmophile, semblant duveteuse ou hérissée extérieurement de petites dents, et qui manifeste une tendance très marquée à se détacher des couches sous-jacentes, sauf en certains points plus ou moins régulièrement espacés, et à se fragmenter. C'est la pellicule externe (Pl. II, V, VI, X, XI, XII, XIII et XVII).

2° Puis vient une zone assez épaisse, continue, moyennement osmophile, limitée extérieurement par un fin liséré bien net ; nous la nommons pellicule interne. Sur les coupes transversales, on voit sa partie périphérique entamée par des dépressions au niveau desquelles cette zone s'amincit ou s'invagine légèrement (ou s'amincit et s'invagine). Ce sont les points d'adhérence de la pellicule externe (Pl. II, V, X, XI, XII, XIII). Son épaisseur peut ainsi osciller sur une même coupe entre 50 et 200 m μ ; elle varie, d'autre part, en fonction de l'espèce : sa valeur maximum est de 100 m μ chez *Entodinium*, de 200 à 350 m μ chez des grandes espèces comme *Eudiplodinium medium* ou *Ophryoscolex*. Les dépressions, qui doivent correspondre à des sillons longitudinaux, sont beaucoup plus accentuées et régulièrement espacées pour *Entodinium* que pour les autres genres. Dans ce cas, elles mesurent environ 200 m μ de profondeur sur 100 m μ de largeur, et sont séparées par des intervalles réguliers de 1,2 μ environ (Pl. II, fig. 2 et Pl. V, fig. 1). La structure exacte de cette deuxième zone cuticulaire est difficile à préciser ; elle semble le plus souvent homogène ou légèrement fibreuse ; parfois, lorsque la fixation est médiocre, elle se gonfle et on la dirait alors formée de fines lames superposées (Pl. V, fig. 3).

3° En dessous se trouvent des faisceaux de fibrilles longitudinales, mesurant chacune environ 150 Å de diamètre et montrant une structure tubulaire (cortex plus dense aux électrons que la partie centrale) (Pl. X, fig. 4, et Pl. XII, fig. 2). Les faisceaux sont composés chacun de deux plans de deux, trois ou quatre fibrilles et mesurent ainsi 100 m μ sur 50 m μ ; ils sont

assez régulièrement espacés tous les 250 à 300 μ . Il n'y a que très peu de différence d'une espèce à l'autre, mais leur présence n'est pas vraiment sûre chez *Entodinium*.

4° Encore plus intérieurement, une couche de fibres, sans doute transversales, précède le cytoplasme cortical. Suivant les espèces, cette zone peut être très mince et former simplement, sur les coupes transversales, une sorte de ligne discontinue de 30 à 40 μ d'épaisseur (Pl. V, fig. 1 et Pl. XII, fig. 2) ; ou bien, elle peut être représentée par des éléments assez épais (250-300 μ), aux bords internes et externes nets, de longueur très variable, séparés par des espaces de 0,1 à 0,3 μ (Pl. II, fig. 1, et Pl. V, fig. 3) ; chacun semble formé de fibrilles très serrées, mais qui se dissocient parfois sur les bords latéraux et peuvent même réunir deux segments l'un à l'autre.

La cuticule présente quelques modifications locales de structure. Au voisinage des zones ciliaires et de l'anús, les fibres longitudinales ne sont plus visibles ; la membrane externe et la zone dense sous-jacente forment des plis, parfois simples, parfois bi- ou trifides, auxquels ne participe pas la couche des fibres transversales (Pl. X, fig. 2). Celle-ci s'épaissit localement de manière parfois très importante et semble presque continue. Elle disparaît un peu avant l'apparition des cils. Ses différenciations et ses dérivés seront étudiés au chapitre VI.

3° **Discussion.** — *a.* COMPARAISON ENTRE LES DONNÉES DE L'OPTIQUE ET CELLES DE L'ÉLECTRONIQUE. — Comment pouvons-nous raccorder les observations de la microscopie optique (deux couches cuticulaires) avec celles de la microscopie électronique (quatre couches cuticulaires) ? Pour nous guider dans notre interprétation, considérons tout d'abord les éléments de concordance. Dans les deux cas, on constate : 1° l'existence de sillons longitudinaux creusant la surface externe du corps ; 2° un espace-ment plus grand de ces sillons chez *Entodinium* ; 3° leur disparition près des zones ciliaires et l'apparition de crénelures ; et 4° la variabilité, en fonction de l'espèce, des dimensions des fibres circulaires internes.

Vouloir comparer les faisceaux de fibres tubulaires aux filaments cuticulaires externes ne nous paraît pas possible, en raison des dimensions bien différentes de ces éléments (0,1 μ et 0,3-0,4 μ respectivement). D'autre part, ceci conduirait à admettre que les deux premières couches (de l'électronique) sont invisibles optiquement, ce qui ne semble guère possible, vu leur épaisseur.

On peut supposer que la couche cuticulaire externe correspond sur les photographies électroniques à l'ensemble : pellicule externe + pellicule interne, et que l'impression de filaments longitudinaux vient de l'existence des sillons qui creusent ce revêtement. Dans cette hypothèse, on admettrait que les faisceaux de fibrilles tubulaires sont invisibles à cause de leur faible taille. Pour les fibres transversales, il n'y a aucune difficulté à homologuer les éléments sidérophiles de l'optique aux cordons des photographies électroniques.

Mais cette interprétation ne permet pas de comprendre les variations de colorabilité de la couche externe. Une différence d'épaisseur devrait se traduire par une coloration plus ou moins intense et non par sa présence ou son absence. De plus, comment expliquer la disparition des affinités tinctoriales au niveau des lèvres circumciliaires, alors que pellicule interne et pellicule externe subsistent ? Comme les fibres longitudinales (troisième couche de l'électronique) font défaut à cet endroit, on peut supposer qu'elles sont en partie responsables de la sidérophilie des « filaments cuticulaires externes ». Ceux-ci seraient formés de l'ensemble : pellicule externe + pellicule interne + faisceaux de fibres longitudinales ; la pellicule interne posséderait une sidérophilie propre renforcée de celle des éléments sous-jacents. La sidérophilie disparaîtrait au niveau des lèvres circumciliaires, par suite à la fois de la disparition des fibres longitudinales et, sans doute, d'une modification de structure chimique de la pellicule.

b. NOTRE INTERPRÉTATION ET CELLE DE NOS PRÉDÉCESSEURS. — A voir l'importance des structures de la cuticule et leur facile coloration par l'hématoxyline ferrique, il semble surprenant que nos prédécesseurs les aient ignorées, parlant toujours d'une cuticule homogène et transparente. Un examen attentif de leurs écrits et de leurs dessins nous a montré que ce désaccord était, avant tout, une question de nomenclature. Nous ne ferons état, bien entendu, que des observations optiques.

1° *La couche cuticulaire externe.* — Le désaccord n'est pas aussi grand que nous l'avions pensé lors de nos premières observations (1956 c). En effet, la couche externe est en réalité formée d'une alternance de stries et de protubérances filamenteuses ; suivant les espèces, les techniques employées, les procédés d'observation, les auteurs ont considéré tantôt les unes, tantôt les autres, mais jamais les deux à la fois.

Les stries cuticulaires sont aisément observables sur le vivant, surtout quand on s'adresse à des *Entodinium* ou à des *Diplodinium* de petite taille ; aussi, bien des auteurs les ont-ils figurées (SCHUBERG, 1888 ; KOFOID et MAC LENNAN, 1930, 1932, 1933), mais avec plus ou moins de précision.

Nous estimons que c'est ce système de sillons qui a été mis en évidence par imprégnation argentique suivant les techniques de Klein (JACOBSON, 1931 ; BRETSCHNEIDER, 1931, 1934) ou de Chatton (KANTOR, 1956). La technique de del Rio Hortegea nous a parfois fourni les mêmes résultats. Le « Silberliniensystem » de JACOBSON et le « Rete argenteum » de BRETSCHNEIDER sont tous deux composés de fines lignes parallèles équidistantes, parfois réunies par des anastomoses transversales (correspondant à une solution de continuité entre deux filaments successifs), le tout parsemé de grains sombres. C'est sans doute également ce qu'a obtenu KANTOR, puisqu'il parle de « cinéties méridiennes ». La finesse de ces lignes correspond bien à ce qu'on observe chez les *Entodinium* ; elle est un peu exagérée, par rapport à l'intervalle qui les sépare, sur les dessins de JACOBSON et de BRETSCHNEIDER concernant les autres genres, mais c'est sans

doute, un effet de schématisation. Ce système de stries représente, somme toute, l'équivalent de l'*argyrome* des autres Ciliés. En se déposant, l'argent ne fait que souligner le relief de la cuticule, qui peut, d'ailleurs, être mis en évidence par d'autres méthodes de précipitation locale. Déposons, par exemple, sur une lame, une goutte de solution alcoolique de vert janus et laissons-la sécher, puis ajoutons une goutte de liquide de panse contenant des Ciliés en suspension; la solubilité du vert janus dans le liquide de panse étant faible, on obtient, le plus souvent, un léger précipité de colorant qui vient se déposer à la surface des Infusoires, mettant très nettement leur *argyrome* en évidence. La question des épaisissements punctiformes interprétés par BRETSCHNEIDER comme des grains banaux rudimentaires et par KANTOR comme des cinétosomes acilifères a déjà été discutée au chapitre précédent (p. 567); ce pourrait être de simples élargissements locaux des stries.

Les *protubérances filamenteuses* intercalées entre les stries ont été vues à deux reprises chez *Eudiplodinium medium*, tout d'abord par REES (1931), qui les a fort bien figurées, mais n'en parle pas dans son texte, puis par WESTPHAL (1935), qui les a assimilées aux éléments du système argyrophile de JACOBSON, confondant ainsi les parties en relief avec les sillons qui les séparent.

Cette confusion avait, d'ailleurs, déjà été faite par KOFOID et MAC LENNAN (1930); parlant de la striation des *Entodinium*, ils écrivent qu'elle est due à la présence de « fibres sidérophiles, sans doute élastiques, et distantes de 0,4 à 0,7 μ », alors que leurs dessins montrent des stries très fines séparées par des intervalles de 3 ou 4 μ .

Ce cas de la couche cuticulaire externe montre à quel point la technique peut jouer un rôle dans l'interprétation. Le désaccord apparent entre les auteurs provenait ici principalement de l'emploi de techniques différentes.

2° *La couche cuticulaire interne.* — Les fibres circulaires ont été observées à plusieurs reprises, mais très généralement considérées comme des différenciations de l'ectoplasme. Il en est fait mention, chez *Eudiplodinium medium*, par AWERINZEW et MUTAFOWA (1914), qui les considèrent comme des myonèmes, DOGIEL (1927), REES (1931) et WESTPHAL (1935). BRETSCHNEIDER (1931-1934) décrit chez *Epidinium ecaudatum*, sous le nom de *tela corticalis*, une membrane sidérophile, percée de nombreux petits orifices circulaires et située entre la pellicule et l'ectoplasme.

A notre avis, cette couche fibrillaire appartient non pas à l'ectoplasme mais à la cuticule. Elle constitue, avec les filaments longitudinaux externes, une entité morphologique dont l'existence se manifeste, en particulier, lorsqu'il y a lyse du cytoplasme, par exemple dans certaines panses en mauvais état physiologique. On trouve alors des fragments de cuticule ou, mieux, des cuticules entières, ayant conservé la forme caractéristique de l'espèce. De tels fragments peuvent également être obtenus en dissolvant le cytoplasme, par exemple, par la potasse, et observés en contraste de phase; les deux couches fibrillaires y sont parfaitement reconnaissables.

c. VALEUR ET COMPARAISONS. — La rigidité de la cuticule, jointe à une certaine élasticité, et sa résistance à l'égard des agents lytiques soulèvent le problème de sa nature, de sa composition chimique. Nous savons bien peu de chose à ce sujet. SCHULZE (1924) a pensé qu'elle était formée de chitine ou d'une substance voisine de la chitine. Il se basait principalement sur la réaction de coloration obtenue avec le chlorure de zinc iodé. Nous avons essayé ce réactif, mais, comme à bien d'autres (FAURÉ-FRÉMIET), il nous est apparu trop destructeur pour pouvoir conduire à des conclusions intéressantes. La réaction d'HOTCHKISS-MAC MANUS semble positive au niveau de la pellicule externe, mais pas celle de BAUER, ce qui peut tenir à une différence de sensibilité. La tendance au gonflement, constatée en microscopie électronique, pourrait également indiquer une nature polysaccharidique, mais la densité aux électrons est plutôt celle d'une substance protéique (1). Il pourrait donc s'agir d'une glycoprotéine, ce qui nous ramène à l'interprétation proposée par SCHULZE.

Les fibres longitudinales groupées en faisceaux rappellent fortement, par leur structure et leur emplacement, les fibres subpelliculaires fréquemment observées chez certains Flagellés, tels *Trypanosoma equinum* (GRASSÉ, observations inédites) et *Cryptolia helcis* (PYNE, 1959) ; chez les Opalines, on trouve des fibres analogues à l'intérieur des replis pelliculaires (NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 *d* et 1959 *a*), et il en existe également chez certains Ciliés, tels les *Euplotes* (ROTH, 1957, 1958 *a*). En vérité, des fibrilles de même structure se rencontrent très fréquemment chez les Protozoaires et concourent à la formation d'organites variés dont il n'est pas toujours possible de préciser la fonction (voir la discussion détaillée au chapitre VI, p. 635). Nous inclinons personnellement à y voir, dans ce cas, des éléments squelettiques, mais possédant peut-être une certaine élasticité.

Les fibres circulaires internes ont une structure toute différente qui ne rappelle celle d'aucun autre organite de Protozoaire à fonction dûment établie. On les voit assez souvent courir rectilignement à la base des replis simples ou complexes que dessinent les deux couches pelliculaires au voisinage de l'ouverture buccale ou de l'anus. La tentation est donc grande de les considérer comme contractiles ou élastiques, et nous verrons plus loin (chapitre VI) que les fibres qui en dérivent pourraient bien également jouir de ces propriétés.

Ainsi comprise, la structure complexe de la cuticule est susceptible d'expliquer ses propriétés, quelque peu contradictoires en apparence. La pellicule interne, épaisse, faite d'une substance peut-être assez rigide, et les faisceaux de fibres squelettiques longitudinales assureraient au Cilié une forme rigide caractéristique, ne se modifiant pas au cours de la nage comme chez les Ciliés Holotriches du même biotope (*Isotricha* et *Dasytricha*). Mais la présence des fibres transversales internes communiquerait à cette

(1) Les polysaccharides apparaissent presque blancs sur les photographies électroniques, qu'il s'agisse du glycogène du foie, des membranes pecto-cellulosiques végétales ou du polysaccharide des plaques squelettiques (cf. p. 618).

cuticule une certaine élasticité et lui permettrait les déformations souvent constatées, grâce peut-être à l'effacement des replis pelliculaires.

Pour autant que nous sachions, il n'y a pas de Ciliés qui possèdent une cuticule aussi différenciée que les *Ophryoscolecida*, mis à part les *Cycloposthium*, qui sont de proches parents. Seuls, les *Euplotes*, également rigides, montrent quelque chose d'approchant (ROTH, 1957) ; leur revêtement externe comprend trois couches : une membrane externe, dite pelliculaire ; une membrane cytoplasmique interne assez épaisse, mais moins que la pellicule interne des *Ophryoscolecida* ; et une couche de fibrilles.

B. La limite ectoplasme=endoplasme, l'œsophage et le rectum.

L'une des principales caractéristiques des *Ophryoscolecida*, c'est d'avoir leur cytoplasme divisé en deux zones : l'une centrale, l'autre périphérique ; on a coutume de les nommer respectivement endoplasme et ectoplasme, mais ces termes n'ont pas la même signification que chez les autres Protistes. En effet, l'ectoplasme est généralement représenté par une mince couche de cytoplasme subpelliculaire ($1\ \mu$ environ) dépourvu d'inclusions ; tout le reste du corps est constitué par de l'endoplasme renfermant de nombreuses enclaves et, en particulier, tous les organites cellulaires essentiels (noyaux, mitochondries, appareil de Golgi, vacuoles contractiles ou alimentaires, etc.). Il arrive, mais c'est un cas assez exceptionnel, que cette division soit matérialisée par l'existence d'une « membrane » plus ou moins épaisse ; nous avons montré (1958 c) que, chez les *Iso-tricha* de la panse des Ruminants, cette membrane est composée de deux couches de fines fibrilles, les unes longitudinales, les autres transversales. Le cas des *Ophryoscolecida* est tout différent.

1° Valeur des deux couches cytoplasmiques des Ophryoscolecida. —

a. ÉTUDE D'« EUDIPLODINIUM MEDIUM ». — Le cytoplasme cortical ou ectoplasme, que l'on trouve directement en dessous de la cuticule, possède une épaisseur variable suivant les parties du corps. Il occupe le bouchon apical et toute la partie antérieure du corps, sur une longueur de $35\ \mu$ environ. Dans la région moyenne, une coupe transversale telle que celle de la figure 36 montre que son épaisseur est assez uniformément de $4\text{ à }5\ \mu$, sauf sur une partie du côté droit, où elle atteint $12\text{ à }15\ \mu$. Enfin, dans la région postérieure du corps, l'ectoplasme s'épaissit sensiblement ; il forme, en particulier, toute la partie ventrale (ou préanale), un peu lobée. De cette disposition, il résulte que c'est l'ectoplasme qui renferme la quasi-totalité des organites cellulaires ; dans l'épaississement du côté droit sont logés le macro- et le micronucleus, les plaques squelettiques et les vacuoles contractiles. La partie antérieure contient les bases ciliaires et les nombreuses différenciations fibrillaires qui s'y rapportent directement ou indirectement (voir chapitre VI) ; de plus, elle est traversée par l'œsophage, de même que la zone postérieure ectoplasmique l'est par le rectum.

L'endoplasme occupe toute la partie centrale du corps ; ses contours dessinent une sorte de sac presque aussi large que le Cilié lui-même, mais nettement plus court et déprimé sur le côté droit. Il se prolonge et entre en communication avec l'extérieur, d'une part par le rectum, qui se détache de son extrémité inférieure ventrale, et d'autre part par l'œsophage, qui se raccorde en biseau avec sa partie antérieure dextro-dorsale (fig. 30).

Il est séparé de l'ectoplasme par une limite très nette, dont nous étudierons plus loin la structure, et qui est continue avec les parois de l'œsophage et du rectum.

L'endoplasme contient de nombreuses particules alimentaires qui pénètrent en lui, grâce à l'œsophage, et semblent être digérées en son sein,

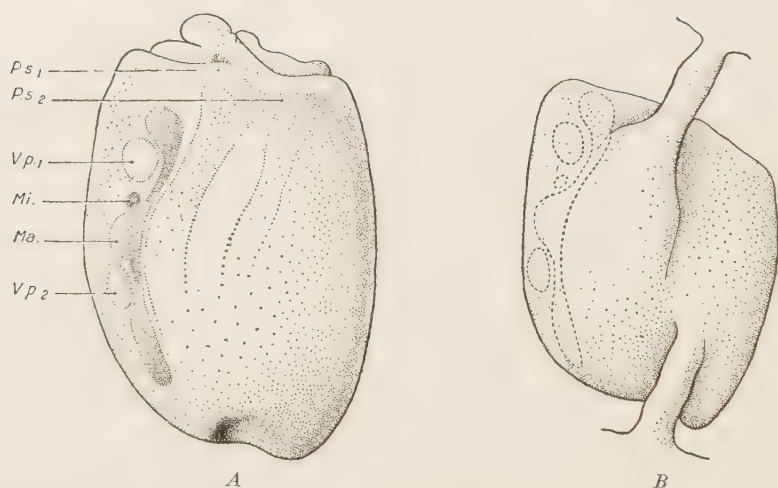


FIG. 30. — *Eudiplotidium medium*. — A, schéma montrant la forme du corps et l'emplacement des principaux organites ; B, œsophage, sac endoplasmique et rectum du même individu (l'emplacement des noyaux et des vacuoles pulsatiles a été figuré en trait interrompu). *Ma.*, macronucleus ; *Mi.*, micronucleus ; *P. s.1* et *P. s.2*, plaques squelettiques 1 et 2 ; *V. p.1* et *V. p.2*, première et deuxième vacuoles pulsatiles.

les déchets étant éliminés par le rectum, d'où le nom de sac digestif qu'on lui a parfois donné.

Du point de vue structure cytoplasmique, les deux couches ne semblent pas aussi différentes l'une de l'autre que ne le suggéraient les dessins des premiers observateurs et, si certains organites sont ectoplasmiques, d'autres inclusions se rencontrent aussi bien dans l'ectoplasme que dans l'endoplasme, par exemple les mitochondries et les grains de réserves polysaccharidiques ; d'autres, enfin, n'existent que dans l'endoplasme, c'est le cas de l'appareil de Golgi.

b. LES AUTRES « OPHRYOSCOLECIDÆ » - DISCUSSION. — La disposition générale de l'ectoplasme et de l'endoplasme est la même chez tous les *Ophryoscolecidae*, et les inclusions cytoplasmiques ont toujours la même

répartition. On peut noter que, chez les *Entodinium*, la couche pariétale d'ectoplasme est extrêmement mince et la séparation d'avec l'endoplasme très délicate à observer. Lorsqu'il y a des épines à la partie postérieure du corps (par exemple chez *Epidinium ecaudatum caudatum*, *E. e. bicaudatum* ou *E. e. tricaudatum*, etc.) ou des lobes (par exemple chez *Ostracodinium obtusum monolobum*) ces appendices contiennent uniquement de l'ectoplasme.

Assez souvent, l'épaississement latéral de l'ectoplasme est moins marqué que chez *Eudiplodinium medium* et la paroi du sac endoplasmique est creusée de l'empreinte des organites de l'ectoplasme, des vacuoles en particulier ; c'est le cas, par exemple, d'*Epidinium ecaudatum*.

Chez *Ophryoscolex*, il existe une disposition qui, pour être classique, n'en présente pas moins quelques particularités. Considérons une coupe transversale comme celle que représente la figure 31 ; elle passe par la première couronne de vacuoles pulsatiles, c'est-à-dire qu'elle est un peu postérieure à la zone ciliaire dorsale. On voit que des cannelures longitudinales divisent la périphérie du corps en six secteurs, numérotés de I à VI. La limite ectoplasme-endoplasme est très proche de la cuticule, presque adhérente à elle, au niveau des cannelures longitudinales ; entre ces points, elle s'en écarte au contraire largement, délimitant des espaces lenticulaires dans lesquels se trouvent les vacuoles. Ceci, du moins, pour les portions II, III, IV et V ; en VI, il n'y a pas de vacuole et, en I, on trouve le noyau et les plaques squelettiques entourant l'œsophage, dont les bords latéraux sont continus avec la limite ectoplasme-endoplasme.

L'existence de ces deux couches de cytoplasme a été observée en premier lieu par SCHUBERG (1891), puis par EBERLEIN (1895), GÜNTHER (1900), SHARP (1914), AWERINZEW et MUTAFOWA (1914), DOGIEL (1927), KOFOID et MAC LENNAN (1930-1933), BRETSCHNEIDER (1931, 1934) et REES (1931). BRAUNE (1914) et WESTPHAL (1935), partant des mêmes données, ont proposé une interprétation différente : ils nomment ectoplasme une mince couche cytoplasmique subcuticulaire, et tout le reste endoplasme. Celui-ci se trouve alors divisé en deux couches, d'après BRAUNE : l'endoplasme A et l'endoplasme B, et en trois couches, d'après WESTPHAL : l'endoplasme A, qui correspond en grande partie à l'ectoplasme de SCHUBERG, l'endoplasme

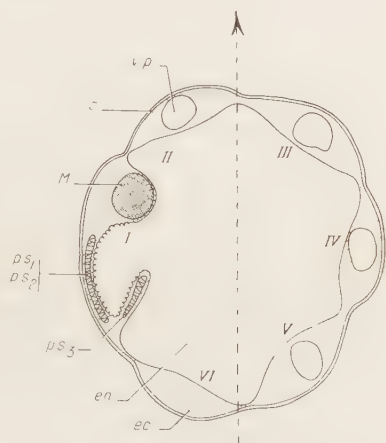


FIG. 31. — Coupe transversale d'un *Ophryoscolex*. — Des cannelures longitudinales déterminent la formation de six secteurs (I, II, III, IV, V, VI). c., cuticule ; ec., ectoplasme ; en., endoplasme ; M., macronucleus ; p. s.₁, p. s.₂, p. s.₃, plaques squelettiques 1, 2 et 3 ; v. p., vacuole pulsatile ; la flèche indique la coupe du plan sagittal. (× 330.)

B, qui correspond à la limite ectoplasme-endoplasme élargie sur le côté droit pour accueillir les noyaux et les plaques squelettiques, et l'endoplasme *C*, qui représente l'endoplasme des autres auteurs. Cette nomenclature, qui aurait apparemment l'avantage de donner aux termes d'ectoplasme et d'endoplasme la même valeur chez les *Ophryoscolecidae* que chez les autres Ciliés, présente par ailleurs certains inconvénients. Nous ne saisissons pas bien ce que BRAUNE et WESTPHAL appellent ectoplasme ; cette mince couche de cytoplasme subcuticulaire n'est pas visible sur nos préparations et encore moins sur nos photographies électroniques (1). D'autre part, donner aux termes une acception différente de celle [que leur ont attribuée la majorité des auteurs nous paraît gênant.

Signalons pour terminer qu'un cloisonnement analogue de la masse cytoplasmique existe chez *Spirodinium equi* (DAVIS, 1941), chez *Troglodytella abraxarti* (SWEZEY, 1934) et chez *Thoracodinium vorax* (LATTEUR, 1958) ; d'après STRELKOW (1939), elle serait présente également chez tous les *Cycloposthiidae*, mais manquerait chez les *Ditoxidae*.

2° Structure de la limite ectoplasme-endoplasme. — *a. MICROSCOPIE OPTIQUE.* — *Cas d'Eudiopodium medium.* L'ectoplasme et l'endoplasme sont apparemment séparés par une membrane assez ténue ; à sa face externe, c'est-à-dire vers l'ectoplasme, sont accolées des fibres fortement sidérophiles, les unes longitudinales, les autres transversales (NOIROT-TIMOTHÉE, 1956 *d*).

Les fibres longitudinales sont les plus proches de la membrane limitante ; seules les coupes tangentielles permettent de repérer leur trajet. Assez fines, elles courent parallèlement à l'axe antéro-postérieur du corps, mais ne sont pas vraiment rectilignes et se réunissent fréquemment deux à deux ; la distance moyenne qui sépare deux fibres voisines est d'environ $1\ \mu$ (fig. 32).

Sur un plan un peu plus périphérique se trouvent d'autres fibres orientées perpendiculairement aux précédentes, et également un peu plus épaisses qu'elles. Elles suivent un trajet un peu sinusoidal, beaucoup moins net et régulier que celui des fibres internes de la cuticule. Elles s'anastomosent fréquemment et donnent naissance aux gros cordons obliques que l'on trouve çà et là (fig. 33).

Fibres transversales et fibres longitudinales sont situées sur des couches concentriques distinctes et, sans qu'il soit permis de l'affirmer en toute certitude, on peut penser qu'il n'y a pas d'anastomoses entre les deux catégories. Cette double enveloppe fibrillaire entoure de toutes parts le sac endoplasmique, ne s'interrompant que pour livrer passage vers l'avant à l'œsophage et vers l'arrière au rectum. Dans la partie tout à fait antérieure, les fibres transversales font défaut ; les fibres longitudinales se bifurquent,

(1) Alors que, chez les Opalines, au contraire, la différence entre les couches cytoplasmiques apparaît alors très bien (NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 *d* et 1959 *a*).

donc deviennent plus nombreuses et suivent un trajet très finement sinueux (fig. 34). A peu près au niveau où s'arrêtent les fibres transversales, les fibres longitudinales donnent naissance à des éléments assez gros qui se dirigent, à travers l'ectoplasme antérieur, soit vers les lèvres circumciliaires, soit vers la base des zones ciliaires ; c'est-à-dire que, dans ce dernier cas, il s'agit des fibres rétrociliaires (cf. chap. VI, p. 630).

D'autre part, il résulte de l'examen des coupes transversales et frontales que l'enveloppe fibrillaire se dédouble sur le côté droit du corps ; dans la poche aplatie ainsi formée sont inclus le macronucleus et le micronucleus, les vacuoles pulsatiles et les plaques squelettiques (fig. 35 et 36). De fins



FIG. 32.

FIG. 32. — *Eudiplotidium medium*. Réseau fibrillaire péri-endoplasmique vu sur une coupe parasagittale. ($\times 1\,100$.)

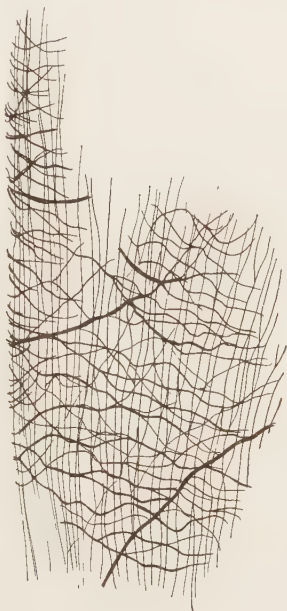


FIG. 33.

FIG. 33. — *Eudiplotidium medium*. Coupe tangentielle au réseau fibrillaire péri-endoplasmique sur le côté gauche et près de la face dorsale, ($\times 1\,100$.)

tractus fibrillaires peuvent unir les deux faces de cette poche latérale, isolant dans des sortes de petits compartiments les vacuoles ou les noyaux. Au niveau des plaques squelettiques, la face externe de la poche est en continuité avec le réseau fibrillaire qui revêt entièrement ces éléments (cf. p. 637).

D'après WESTPHAL (1935), il y aurait non pas dédoublement de la paroi fibrillaire mais disjonction de ses deux composantes (fibres longitudinales et fibres transversales) avec épaissement considérable de l'endoplasme *B*, toujours présent entre les deux couches fibrillaires. Nous n'acceptons pas ce point de vue, car, d'une part, les deux catégories de fibres existent aussi bien dans la paroi interne que dans la paroi externe de la poche latérale, les coupes sagittales tangentielles le montrent sans équivoque, et, d'autre part, l'existence de l'endoplasme *B* nous paraît douteuse ; rien ne le différencie apparemment et on ne le retrouve pas chez les espèces voisines.

Autres espèces et discussion. Si la séparation entre l'ectoplasme et l'endoplasme est toujours marquée par la présence d'une membrane, par contre aucune autre espèce ne présente un réseau fibrillaire péri-endoplasmique aussi développé qu'*Eudiplodinium medium*. Le plus souvent, celui-ci est réduit à une sorte de calotte coiffant la partie antérieure du sac endoplasmique : les fibres sont assez grosses et faciles à observer chez *Eudiplodinium maggii*, *Polyplastron multivesiculatum* et *Ophryoscolex caudatus* (fig. 89), plus ténues et beaucoup moins remarquables chez *Diplodinium dentatum*

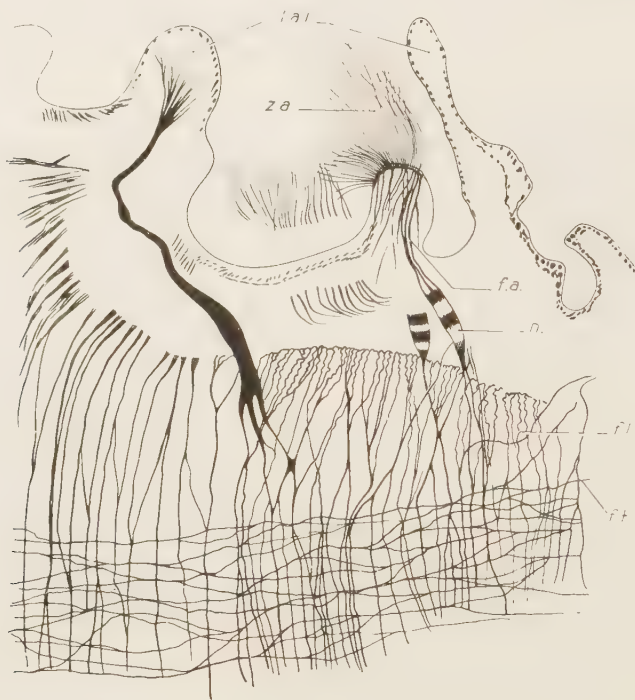


FIG. 34. — *Eudiplodinium medium*. Coupe tangentielle à la partie antérieure du réseau péri-endoplasmique. — f. a., fibres rétrociliaires adorales ; f. l. et f. t., fibres longitudinales et transversales du réseau péri-endoplasmique ; l. a. i., lèvre adorale interne ; n., nodule ; z. a., zone ciliaire adorale. ($\times 1\,400$.)

et les *Entodinium*. Même chez les premières espèces citées, leur arrangement n'est jamais aussi régulier que chez *Eudiplodinium medium*. On observe parfois quelques fibres qui, s'en détachant, traversent l'ectoplasme et passent entre le macronucleus et la cuticule, mais jamais la formation d'un véritable sac latéral. Enfin les fibres rétrociliaires ne s'insèrent plus sur le réseau péri-endoplasmique (p. 631).

Ces variations d'espèce à espèce expliquent les données parfois assez contradictoires de la littérature. Les deux catégories de fibres ont été observées chez *Eudiplodinium medium* par AWERINZEW et MUTAFOWA (1914), puis par DOGIEL (1927), REES (1931) et WESTPHAL (1935). Chez

Epidinium, BRETSCHNEIDER (1931-1934) a décrit le « sacculus digestorius », réseau de fibrilles sans orientation spéciale enserrant l'endoplasme. Enfin, pour SCHUBERG (1891) et BRAUNE (1914), l'endoplasme des *Ophryoscolex* est limité par une membrane revêtue extérieurement de fibres longitudinales.

STRELKOW (1939) ne semble pas avoir observé de différenciations fibrillaires analogues chez les *Cycloposthiidæ*. Par contre, LATTEUR (1958) signale que la limite ectoplasme-endoplasme de *Thoracodinium vorax*, fortement sidérophile, est composée d'un réseau serré de fibrilles robustes et anastomosées. Il ne s'agit donc pas d'un trait d'organisation propre aux *Ophryoscolecidae*, et une étude attentive révélerait sans doute son existence chez bien d'autres Entodiniomorphes.

b. MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE. — Nous comptons beaucoup sur la microscopie électronique pour compléter notre travail sur ce réseau fibrillaire péri-endoplasmique, en particulier pour préciser la structure de ses éléments, leurs rapports avec d'autres organites cellulaires et, partant, leur rôle possible. Notre espoir a été fortement déçu ; en effet, la séparation entre les deux couches cytoplasmiques est beaucoup plus nette sur les coupes colorées à l'hématoxyline que sur les photographies électroniques, sauf dans certains cas particuliers, par exemple chez *Ophryoscolex*, dans toute la moitié antérieure du corps. Ceci tient, d'une part, à ce que, nous l'avons déjà dit, l'ectoplasme et l'endoplasme possèdent sensiblement la même ultrastructure, et aussi à ce que les éléments de la couche limitante ont une faible densité aux électrons. Il convient, à ce propos, de remarquer que nos documents, comme d'ailleurs la majorité de ceux qui ont été obtenus et publiés, proviennent de matériel fixé à l'acide osmique dans des conditions quasi analogues ; ce sont donc sensiblement toujours les mêmes éléments ultrastructuraux qui sont révélés, au détriment de certains autres, très probablement. De plus, ce sont les coupes tangentielles au réseau des fibres péri-endoplasmiques qui permettent le mieux leur étude. Ces coupes sont faciles à obtenir quand il s'agit de microscopie optique. Elles sont forcément beaucoup plus rares lorsque l'on fait des coupes de 200 Å d'épaisseur. Enfin, les techniques de la microscopie électronique sont encore assez rudimentaires, et toutes les coupes fines ne peuvent être observées, soit qu'elles se trouvent sur le bord de la grille et cachées par le porte-objet, ou bien sur les parties pleines, soit encore que la membrane-support soit défectueuse en cet endroit. Aussi, le hasard ne nous ayant pas favorisée, nous n'avons jamais observé de coupe tangentielle au réseau fibrillaire péri-endoplasmique, mais seulement des coupes transversales ou longitudinales ou surtout obliques.

Généralement, l'ectoplasme est séparé de l'endoplasme par une ligne grisâtre, plus nette à faible grossissement qu'à fort grossissement, et dont la structure reste imprécise. Chez *Entodinium*, elle est toujours bien visible et assez épaisse dans la région antérieure, mais offre un aspect fibreux peu caractéristique, puis elle s'amincit et devient discontinue ; sur les coupes

transversales, on ne la distingue alors qu'à peine. Dans la partie supérieure d'*Ophryoscolex*, la limite est toujours très nette entre l'ectoplasme et l'endoplasme, dont les aspects sont d'ailleurs bien différents, le premier étant nettement plus clair que le second, sans doute parce que moins d'enclaves ne l'encombrent. Même dans ce cas, la structure de la limite peut revêtir au moins deux aspects différents sur une même coupe transversale.

1. Ou bien il existe deux couches de fibres ectoplasmiques ; en allant de l'extérieur vers l'intérieur, ce sont d'abord de gros cordons de longueur très variable et irrégulièrement espacés ; ils mesurent environ 150 à 200 μ d'épaisseur et semblent formés d'un paquet de fines fibrilles (Pl. VI, fig. 4). La deuxième strate est également faite de cordons fibreux, mais ceux-ci ont des sections plus régulières et sont situés à intervalles assez constants. Il n'y a aucune difficulté à reconnaître dans ces deux séries d'éléments l'équivalent des fibres transversales et des fibres longitudinales observées en microscopie optique. Juste en dessous des fibres longitudinales se trouve une zone sombre qui n'est ni une membrane ni un rideau fibrillaire ; dans les cas favorables, on y distingue des feuilletts d'ergastoplasme, petits mais typiques, bien reconnaissables grâce aux grains de Palade qui saupoudrent leurs parois (Pl. VII, fig. 2). Ainsi, ce que nous avions pris pour une membrane serait en réalité une lame de saccules ergastoplasmiques. D'autres observations semblent favorables à cette interprétation ; sur certaines coupes où la limite entre ectoplasme et endoplasme n'est pas perceptible, on observe, à l'endroit où elle devrait se trouver, des lamelles d'ergastoplasme (Pl. V, fig. 1) ; assez éloignées les unes des autres, elles ne donnent pas l'impression d'une zone continue, mais cette discontinuité peut fort bien apparaître au microscope électronique et n'être pas perceptible au microscope optique.

2. Ou bien la limite ectoplasme-endoplasme apparaît formée d'une couche fibreuse continue avec, accolée à sa face interne, une série de faisceaux fibrillaires régulièrement espacés. Chaque faisceau comprend de 4 à 10 fibrilles tubulaires de 150 Å de diamètre, disposées sur deux plans parallèles (Pl. VII, fig. 1) Notons que cette disposition et cette structure sont analogues à ce qui a été observé pour les fibres longitudinales de la cuticule. Quelques gros cordons fibreux se voient de place en place dans l'ectoplasme à l'extérieur de cette limite.

Comment expliquer cette dualité de structure ? L'hypothèse d'une variation d'espèce à espèce est exclue puisque les deux types se rencontrent sur la même coupe. Il ne semble pas non plus que l'incidence de la coupe puisse être mise en cause, bien que ce facteur soit parfois responsable d'images très différentes (cf. l'appareil de Golgi, dont les coupes obliques aux saccules ne laissent voir de ceux-ci qu'un amas noirâtre). En effet, chaque type d'organisation semble correspondre à une région déterminée du corps, la structure n° 2 se rencontrant toujours au voisinage du macro-nucleus, donc dans le quart dextro-dorsal.

En somme, il semble que la séparation entre l'ectoplasme et l'endoplasme puisse se faire selon des modalités variées ; il y a des différences

d'espèce à espèce et aussi suivant les régions du corps. Le microscope électronique nous révèle des finesses d'organisation, des complications, que ne laissait pas prévoir l'étude cytologique classique.

3° **L'œsophage.** — *a. MICROSCOPIE OPTIQUE.* — *Cas d'Eudiplodinium medium.* Au milieu de la zone ciliaire adorale se trouve l'ouverture buccale ;

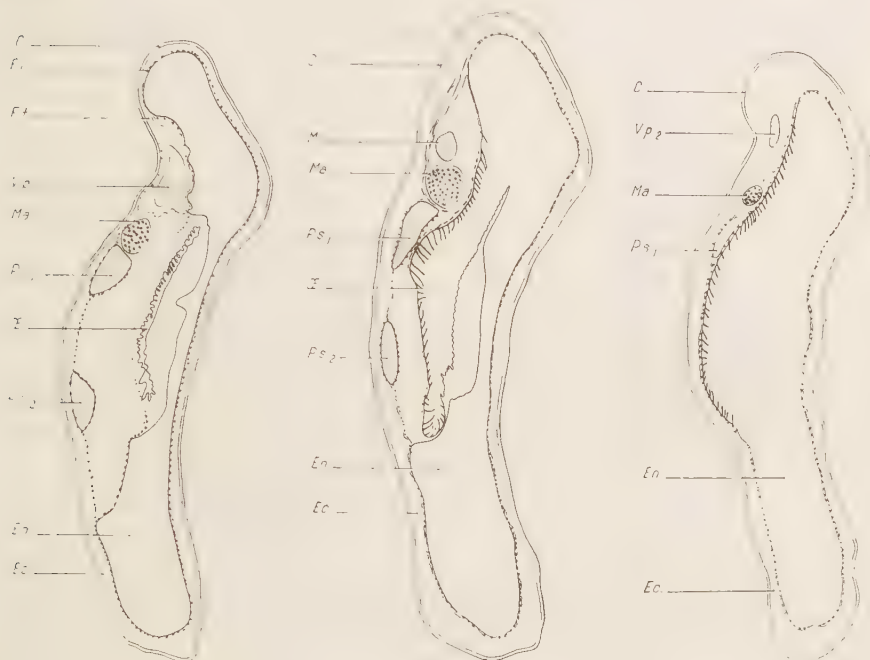


FIG. 35.

FIG. 36.

FIG. 37.

FIG. 35. — *Eudiplodinium medium*. Coupe transversale passant au niveau de la première vacuole pulsatile. — *C.*, cuticule ; *En.*, endoplasme ; *F.l.* et *F.t.*, fibres longitudinales et transversales du réseau péri-endoplasmique ; *Ma.*, macronucleus ; *Œ.*, œsophage ; *P.s.*₁ et *P.s.*₂, plaques squelettiques 1 et 2 ; *V.p.*₁, première vacuole pulsatile. (× 560.)

FIG. 36. — *Eudiplodinium medium*. Coupe transversale passant par le micronucleus *Mi.* (même individu que pour la figure précédente et mêmes symboles). (× 560.)

FIG. 37. — *Eudiplodinium medium*. Coupe transversale passant par la deuxième vacuole pulsatile *V.p.*₂ (même individu que pour les figures 35 et 36 et mêmes symboles). (× 560.)

c'est apparemment l'extrémité antérieure d'un tube qui se prolonge et se différencie à l'intérieur du Cilié et que nos prédécesseurs ont nommé tantôt pharynx, tantôt œsophage. Il comprend en réalité deux parties ; la première renferme le prolongement de la zone ciliaire adorale, c'est la *cavité buccale* ou *infundibulum* (CORLISS, 1959) ; à son extrémité distale s'ouvre la bouche proprement dite ou *cytostome* ; le tube non cilié qui lui fait suite doit se nommer normalement *cytopharynx*. Mais nous verrons que, dans le cas des *Ophryoscolecidae*, nous avons affaire à une organisation très particulière, assez différente de ce qu'on trouve chez les autres Ciliés ; aussi,

afin de marquer cette originalité, préférons-nous utiliser, comme la plupart de nos prédécesseurs, le terme d'*œsophage*.

Chez *Eudiplodinium medium*, l'œsophage est d'abord un tube mesurant environ 15 μ de diamètre, se dirigeant de l'avant vers l'arrière et se rapprochant simultanément du côté droit du corps et de sa face dorsale (fig. 30 B). Puis il s'élargit et passe à droite de l'extrémité antérieure du sac endoplasmique; il s'applique ensuite étroitement contre ce dernier et, au niveau de la première vacuole contractile, sa paroi gauche entre en continuité avec

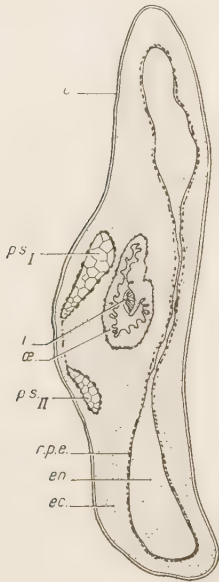


FIG. 38.

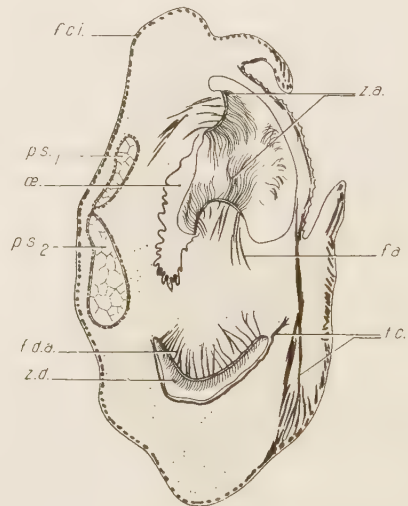


FIG. 39.

FIG. 38. — *Eudiplodinium medium*, coupe transversale intéressant l'extrémité postérieure de l'infundibulum. — *c.*, cuticule; *ec.*, ectoplasme; *en.*, endoplasme; *i.*, infundibulum; *œ.*, œsophage; *p. s. I* et *p. s. II*, plaques squelettiques I et II; *r. p. e.*, réseau péri-endoplasmique. ($\times 600$.)

FIG. 39. — *Eudiplodinium medium*, coupe transversale très antérieure. — *f. a.*, fibres rétro-ciliaires adorales; *f. c. i.*, fibres cuticulaires internes; *f. d. a.*, fibres rétro-ciliaires dorsales antérieures; *i.*, infundibulum; *œ.*, œsophage; *p. s. I* et *p. s. II*, plaques squelettiques; *t. c.*, cordons circumciliaires; *z. a.*, zone adorale; *z. d.*, zone dorsale. ($\times 600$.)

la limite ectoplasme-endoplasme. Cette échancrure s'élargit peu à peu, d'abord vers la face dorsale, puis vers la face ventrale. Le raccord entre l'œsophage et le sac endoplasmique se fait donc progressivement, la paroi droite de l'œsophage se prolongeant en s'élargissant jusqu'à l'extrémité postérieure du sac endoplasmique dont elle constitue la limite sur tout le secteur dextro-dorsal.

Pour bien comprendre l'architecture de l'œsophage, examinons tout d'abord une coupe transversale d'*Eudiplodinium medium* au niveau de la partie antérieure du sac endoplasmique et de la première vacuole pulsatile (fig. 35). L'œsophage est un tube clos, très aplati latéralement, logé

dans une dépression dextro-latérale du sac endoplasmique ; la paroi droite est très plissée, la gauche à peine. Il est compris dans l'espace principal qu'enserme le réseau fibrillaire péri-endoplasmique et non pas dans la poche latérale renfermant vacuoles noyaux et plaques squelettiques.

Voyons maintenant les transformations de l'œsophage vers l'arrière. La paroi droite s'accole plus étroitement aux fibres péri-endoplasmiques et se rapproche du noyau et des plaques squelettiques ; les plis deviennent méconnaissables, car, très aplatis, ce ne sont plus que des lamelles qui hérissent la paroi (fig. 36). Peu avant le niveau du micronucleus, l'œsophage s'ouvre dans le sac endoplasmique par son extrémité dorsale. Le bras ectoplas-

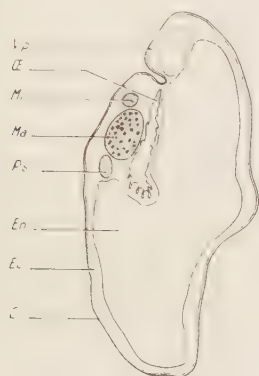


FIG. 40.

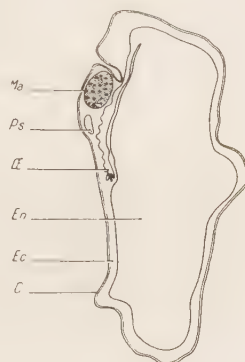


FIG. 41.

FIG. 40. — *Eudiplodinium maggii*. Coupe transversale intéressant la première vacuole pulsatile et le micronucleus. — C., cuticule ; Ec., ectoplasme ; En., endoplasme ; Ma., macronucleus ; Mi., micronucleus ; Æ., œsophage ; P. s., plaque squelettique ; V. p., première vacuole pulsatile. (× 560.)

FIG. 41. — *Eudiplodinium maggii*. Même Cilié que celui de la figure 40 ; coupe un peu plus postérieure. (× 560.)

mique qui le sépare alors de l'endoplasme vers la gauche régresse peu à peu et finit par s'effacer complètement. Il n'y a plus dès lors à proprement parler d'œsophage ; mais l'endoplasme reste limité dans toute la moitié dorsale de son côté droit par une paroi de type œsophagien reconnaissable à la présence des plis lamellaires (fig. 37). Ceux-ci deviennent de moins en moins hauts, mais persistent jusqu'à la partie tout à fait postérieure du sac endoplasmique.

Comment l'œsophage évolue-t-il dans sa région antérieure, en avant du niveau de la première vacuole contractile ? En général, il s'arrondit et son pourtour devient régulièrement plissé. Les fibres péri-endoplasmiques, qui ne longeaient auparavant que son côté droit, viennent l'entourer de toutes parts, mais sans se coller à la paroi œsophagienne ; le manchon ectoplas-mique ainsi délimité possède une structure qui semble un peu différente de celle de l'ectoplasme environnant. Puis apparaît, sur le bord dorsal et un peu à gauche de l'œsophage, une touffe de cils, qui représente l'extré-

mité de la zone adorale. L'endoplasme continue de remplir le tube, sauf un tout petit espace où s'épanouissent les cils et qui représente l'infundibulum (fig. 38). Au niveau de l'ouverture buccale, l'endoplasme vient ainsi affleurer, se trouvant en contact avec le milieu externe, dont une

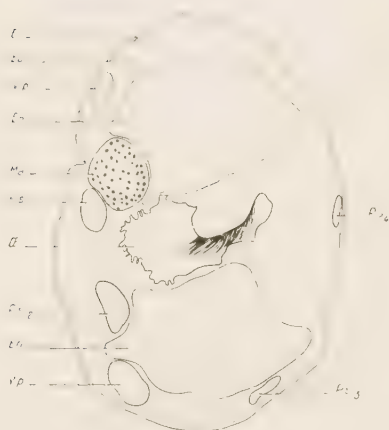


FIG. 42.



FIG. 43.



FIG. 44.

FIG. 42. — *Polyplastron multivesiculatum*. Coupe transversale assez antérieure; on distingue l'extrémité de la bande ciliaire intra-infundibulaire. — C., cuticule; Ec., ectoplasme; En., endoplasme; Ma., macronucleus; Æ., oesophage; P. s.₁, P. s.₂, P. s.₃, P. s.₄, plaques squelettiques 1, 2, 3 et 4; V. p., vacuoles pulsatiles. (× 500.)

FIG. 43. — *Polyplastron multivesiculatum*. Coupe transversale au niveau du micronucleus (même individu que pour la figure 42). — Mi., micronucleus; P. s.₅, plaque squelettique 5; pour les autres symboles, voir la figure précédente. (× 500.)

FIG. 44. — *Polyplastron multivesiculatum*. Coupe transversale un peu postérieure à celle de la figure précédente (il s'agit du même individu). Mêmes symboles que pour la figure 42. (× 500.)

simple membrane cytoplasmique le sépare.

La paroi de l'oesophage et l'étui fibrillaire qui l'entoure finissent brusquement 2 ou 3 μ avant l'ouverture buccale (fig. 39); il est évidemment difficile de les distinguer en toute certitude des fibres rétrociliaires qui encombrant cette zone, mais ils ne semblent se rattacher à rien.

Autres espèces. Cette organisation de l'oesophage se retrouve, dans les grandes lignes, chez toutes les espèces étudiées. En général, l'ouverture de l'oesophage dans le sac endoplasmique n'est pas aussi franchement dorsale;

il en résulte la formation de deux bras d'ectoplasme, un dorsal assez court et un ventral plus long, qui disparaît le dernier.

Chez les *Entodinium*, par exemple *E. longinucleatum*, la zone ciliaire se prolonge plus loin vers l'arrière et, vu les dimensions assez faibles de l'espèce, toutes celles du système œsophagien se trouvent réduites, à commencer par celles des plis longitudinaux.

Diplodinium dentatum et *Eudiplodinium maggii* (fig. 40 et 41) représentent des cas intermédiaires entre *Entodinium* et *Eudiplodinium medium*. L'aplatissement latéral du corps est moins marqué, d'où une position moins axiale de l'œsophage.

Chez *Polyplastron multivesiculatum* (fig. 42, 43 et 44), l'œsophage se rapproche moins rapidement du côté droit, si bien que, sur une coupe comme

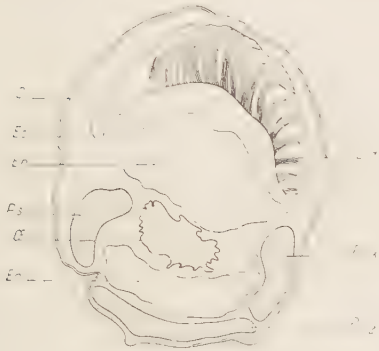


FIG. 45.

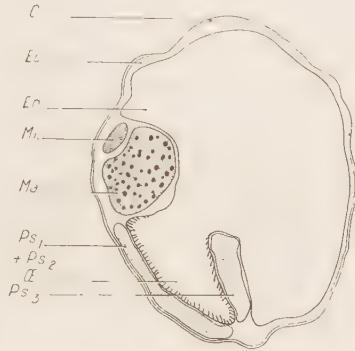


FIG. 46.

FIG. 45. — *Epidinium ecaudatum*. Coupe transversale assez antérieure; l'extrémité de la zone ciliaire dorsale est visible. — C., cuticule; Ec., ectoplasme; En., endoplasme; Ma., macronucleus; E., œsophage; P. s.₁, P. s.₂, P. s.₃., plaques squelettiques 1, 2 et 3; Z. d., zone ciliaire dorsale. (× 600.)

FIG. 46. — *Epidinium ecaudatum*. Coupe transversale au niveau du micronucleus Mi. Même individu que pour la figure précédente et mêmes symboles. (× 600.)

celle de la figure 42, il en occupe la partie centrale entre deux diverticules antérieurs du sac endoplasmique (un dorsal et un ventral). D'autre part, le corps est beaucoup moins aplati et l'œsophage de même. Les plis ne s'étranglent pas autant que chez *Eudiplodinium medium* et il ne peut y avoir de discussion sur leur nature vraie.

L'œsophage d'*Ostracodinium gracile* débute comme celui d'*Eudiplodinium medium*, puis il se rétrécit très nettement sur une longueur d'environ 10-15 μ avant de s'élargir à nouveau (diaphragme de DOGIEL).

Ce rétrécissement antérieur se retrouve chez *Epidinium ecaudatum* (il semble lié à la composition du régime alimentaire : particules de petite taille et non plus grosses fibres végétales). Ici, comme chez *Polyplastron* le tube œsophagien conserve assez longtemps une position axiale (fig. 45). Autres particularités montrées par la figure 46 : le bras ventral de l'ectoplasme renferme la plaque squelettique n° 3 ; les plis de l'œsophage sont très étroits et régulièrement espacés.

Les mêmes caractères se retrouvent encore plus marqués chez *Ophryoscolex*; cependant, le corps ayant ici une section transversale presque circulaire, le sac endoplasmique ne forme plus deux diverticules antérieurs mais un seul, à gauche de l'œsophage. Dès le début, celui-ci, est entouré de trois côtés par les trois plaques squelettiques et ne présente des replis nets que dans sa partie dorsale (fig. 47). Au niveau du micronucleus, les plaques squelettiques 1 et 2, soudées l'une à l'autre suivant un angle de 90°, et la plaque squelettique 3 bordent trois côtés de l'œsophage, le quatrième représentant l'ouverture dans le sac endoplasmique (fig. 48).

Discussion. Les plis étroits et longitudinaux que forme la paroi de l'œsophage ont rarement été interprétés comme tels, sinon jamais; la plupart des auteurs les ont considérés comme des fibres (BRAUNE, 1914; SHARP,



FIG. 47.

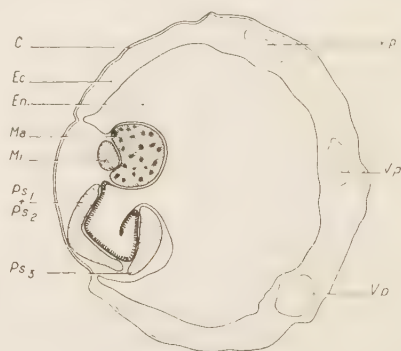


FIG. 48.

FIG. 47. — *Ophryoscolex caudatus*. Coupe transversale intéressant une partie de la zone ciliaire dorsale. Mêmes symboles que pour la figure 45. ($\times 560$.)

FIG. 48. — *Ophryoscolex caudatus*. Coupe transversale passant par le micronucleus. Mêmes symboles que pour la figure 45. ($\times 560$.)

1914; BRETSCHNEIDER, 1934). Or, si leur véritable nature est souvent difficile à comprendre chez *Ophryoscolex* et *Epidinium*, elle apparaît au contraire assez nettement quand on s'adresse à des *Diplodinium*. C'est peut-être chez *Polyplastron multivesiculatum* qu'elle est la plus claire; il n'y a dans ce cas aucune ambiguïté et les coupes montrent parfaitement que les soi-disant fibres ne sont que des replis de la paroi.

Un œsophage analogue existe non seulement chez les autres *Ophryoscolecidae*: *Caloscolex* et *Opisthotrichum* (DOGIEL, 1927), mais aussi chez *Spirodictinium equi* (DAVIS, 1941), *Troglodytella abrassarti* (SWEZEY, 1934), sans doute *Thoracodinium vorax* (LATTEUR, 1958), tous les *Cycloposthiidae* et vraisemblablement les *Ditoxidae* (STRELKOW, 1939). C'est donc un caractère de l'ordre des Entodiniomorpha.

Le fonctionnement de ce dispositif semble le suivant: lorsque le Cilié ingère un fragment végétal de grande taille, l'œsophage se distend (fig. 49 et 50) grâce à l'effacement des plis ou plutôt de quelques-uns. Chez *Epidinium* ou *Ophryoscolex*, les particules alimentaires sont toujours de

petite taille et l'œsophage se dilate très peu ; son diamètre ne varie guère, la constance de sa forme étant garantie par la présence des plaques squelettiques qui l'entourent.

Nos prédécesseurs ont généralement considéré que l'œsophage est formé par une invagination de la pellicule ; d'après eux, ce tube pénètre dans le sac endoplasmique et s'y ouvre progressivement, sa paroi latérale étant rigoureusement accolée à celle du sac. Nos observations ne nous permet-

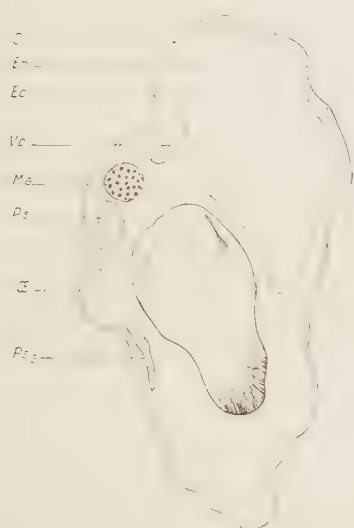


FIG. 49.



FIG. 50.

FIG. 49. — *Eudiplodinium medium*. Coupe transversale montrant l'œsophage dilaté d'un individu en train d'ingérer un fragment végétal de grande taille. — C., cuticule ; Ec., ectoplasme ; En., endoplasme ; Ma., macronucleus ; Oe., œsophage ; P.s.₁ et P.s.₂, plaques squelettiques 1 et 2 ; V.p.₁, première vacuole pulsatile. (× 560.)

FIG. 50. — *Eudiplodinium medium*. Coupe transversale au niveau du micronucleus Mi. (même individu que pour la figure précédente et mêmes symboles). La dilatation de l'œsophage s'accompagne de la disparition de certains plis ; comparer avec la figure 36. (× 560.)

tent pas d'accepter cette interprétation puisque, nous l'avons vu, la paroi de l'œsophage n'est jamais le prolongement de la pellicule au niveau de l'ouverture buccale. Mais examinons tout d'abord l'ultrastructure de l'œsophage dans sa partie moyenne et au niveau de l'infundibulum. Puis, après avoir rapporté nos observations sur le rectum et l'anus, nous reviendrons sur l'interprétation générale de ce « système digestif » complexe.

b. MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE. — Partie moyenne de l'œsophage.
L'examen de nos photographies électroniques montre que la striation longitudinale de l'œsophage est bien due à des replis de sa paroi (Pl. VII, fig. 1).

Celle-ci se compose de deux feuillets étroitement accolés l'un à l'autre. Le plus externe offre un aspect fibreux et grisâtre ; le plus interne est constitué par des fibrilles groupées en paquets sensiblement équidistants. Ces fibrilles mesurent 150 Å de diamètre et possèdent une ultrastructure tubulaire. Chaque groupe comprend cinq ou six de ces éléments répartis sur deux plans parallèles entre eux et au feuillet fibreux externe. La paroi ainsi constituée envoie dans l'endoplasme ce qui apparaît, sur les coupes transversales, comme des digitations flexueuses mesurant 300 mμ de largeur. Il est facile de se représenter que, dans l'espace, il s'agit de plis allongés et étroits. Chacun d'eux renferme le matériel fibreux de la couche externe replié sur lui-même, pincé entre les parois de fibres, et des petites vésicules de 250 à 500 Å de diamètre (Pl. VII, fig. 2). Ces plis réguliers et aplatis ne se forment pas sur tout le pourtour de l'œsophage mais seulement dans la région dorsale et sur la droite ; ailleurs n'existent que des ondulations qui peuvent s'étrangler plus ou moins, vers l'intérieur ou vers l'extérieur. Tout autour de l'œsophage, on voit de place en place dans l'ectoplasme quelques cordons fibreux représentant les éléments du système péri-endoplasmique.

Remarquons l'analogie de structure entre cette paroi œsophagienne et l'un des aspects de la limite ectoplasme-endoplasme (aspect n° 2, p. 592). Si cette dernière n'a pas toujours la même structure, c'est qu'en réalité deux « tissus » concourent à la former, dont l'un est œsophagien, l'autre seulement péri-endoplasmique.

L'œsophage, d'ailleurs, subit quelques modifications ; il n'est pas exactement semblable sur toute sa longueur. Lorsque sa paroi interne est sur le point de se fusionner avec la limite ectoplasme-endoplasme, elle est presque complètement dépliée, mais les fibres, au lieu de rester groupées en faisceaux de cinq à huit éléments, s'agglomèrent en plus grand nombre et forment des cordons de structure exactement semblable à celle des fibres rétrociliaires (cf. p. 634). Les éléments de base restent les mêmes, mais leur agencement se modifie (Pl. VII, fig. 1).

L'œsophage de *Cycloposthium bipalmatum* possède exactement la même organisation ultramicroscopique. La paroi est constituée des mêmes éléments et forme des replis analogues (Pl. VIII, fig. 1 et 2 ; Pl. XIX, fig. 2). Les photographies prises, d'une part, chez les *Ophryoscolecidae* et, d'autre part, chez *Cycloposthium* se ressemblent au point qu'on ne peut les identifier.

Œsophage antérieur et infundibulum. L'ultrastructure de cette région est particulièrement compliquée et, bien que nous en ayons obtenu d'assez nombreuses photographies, nous ne pouvons en donner une interprétation parfaitement cohérente. L'abondance des fibres y est incroyable et beaucoup possèdent la même apparence, quoique leur origine ne soit pas la même : ce sont des tubules de 150 Å de diamètre. Nous reviendrons d'ailleurs ultérieurement (p. 691) sur cet élément fondamental de l'ultrastructure des Protozoaires, qui ne semble pas exister chez les Métazoaires.

Au niveau de l'ouverture buccale et le long de l'infundibulum, le cytoplasme est recouvert par une mince membrane osmiophile sous laquelle des fibrilles tubulaires forment des rideaux équidistants (150-200 m μ) perpendiculaires à la surface (Pl. VIII, fig. 3 et Pl. IX, X et XI). Le plus souvent, et surtout à mesure qu'on s'enfonce à l'intérieur du corps, des vésicules occupent les intervalles qui séparent ces feuilletts ; on y voit aussi se terminer de fines fibrilles orientées perpendiculairement aux premières et sans doute de même structure (ce sont vraisemblablement ces deux familles de fibrilles qu'on observe Pl. III, fig. 1 et Pl. X, fig. 3). L'ensemble de ces structures ne fait défaut, sur le pourtour de l'infundibulum, que dans la région où naissent les quelques cils de la bande qui la parcourt longitudinalement.

L'infundibulum court d'abord au milieu d'un cytoplasme envahi par les fibres rétrociliaires, particulièrement nombreuses dans cette région, et entre lesquelles des petites vésicules et de fins filaments s'insinuent. Puis il pénètre, escorté de tous ces organites, à l'intérieur de l'entonnoir que forme l'extrémité antérieure de l'œsophage, reconnaissable aisément grâce à son ultrastructure caractéristique : zone fibreuse grise et faisceaux de fibrilles tubulaires en forment la paroi, laquelle commence rapidement à se plisser (Pl. VIII, fig. 3). Parfois une zone de cytoplasme très clair, parsemé de granules ou de fins tractus sombres, entoure partiellement l'œsophage antérieur, et quelques cordons fibreux se voient à sa périphérie. Ces éléments disparaissent plus ou moins brusquement, un peu au-dessous des zones ciliaires ; on perd leur trace au milieu des fibres rétrociliaires et des vésicules qui abondent en cette région. L'œsophage est donc bien un tube béant à son extrémité antérieure, rempli d'un endoplasme assez particulier, dans lequel vient s'enfoncer l'infundibulum. Sa paroi ne se rattache à rien vers l'avant, ce qui assure une continuité parfaite entre l'ectoplasme et l'endoplasme. A vrai dire, certaines coupes suggèrent que ceci n'est peut-être rigoureusement vrai que pour la composante fibreuse externe de cette paroi. En effet, sur une coupe transversale comme celle de la figure 1, planche X, l'infundibulum ne s'ouvre pas au milieu de l'œsophage, mais sur son bord ; la zone fibreuse de la paroi est presque sûrement interrompue en cet endroit, mais on peut supposer une certaine continuité entre les faisceaux fibrillaires internes et les rideaux fibrillaires situés sous la membrane de l'infundibulum. Dans les deux cas, il s'agit de fibrilles tubulaires de 150 Å de diamètre ; le passage d'un plan de disposition à un autre n'est pas exclu, mais bien difficile à montrer.

Dans d'autres cas, lorsqu'on a affaire à des coupes longitudinales, on voit certaines fibres rétrociliaires pénétrer à l'intérieur de l'entonnoir œsophagien et on peut se demander si elles ne participent pas à l'élaboration de sa paroi interne (Pl. X, fig. 3). En effet, elles sont formées, elles aussi, de fibrilles tubulaires de 150 Å de diamètre, et nous avons vu (p. 600) que parfois les fibrilles de la paroi interne de l'œsophage se groupent et se disposent comme celles des fibres rétrociliaires.

Il convient de remarquer la pluralité des structures offertes par le revêtement externe du cytoplasme de nos Ciliés : cuticule épaisse sur la plus grande partie du corps, mais se modifiant localement (perte des affinités tinctoriales, disparition de certaines fibres) ; simple membrane plasmique au niveau du cytophyge ; structure très caractéristique dans la zone d'absorption. Il n'est pas exagéré de dire que nous avons affaire à des « tissus » différents, mais réalisés dans le cadre de l'unicellularité. Chaque type de « tissu » est formé non par un assemblage de cellules, comme chez un Pluricellulaire, mais par la juxtaposition d'éléments (cordons fibreux, tubules, filaments, etc.) dont le microscope optique ne permettait pas l'analyse.

La division du cytoplasme en deux régions distinctes, l'ectoplasme et l'endoplasme, répond non pas à des caractéristiques physiques différentes, comme c'est le cas par exemple chez une Amibe, mais à l'édification d'un système digestif organisé. Il comprend l'œsophage, le sac endoplasmique et le rectum. Comme dans le cas du revêtement périphérique, la paroi de ces organes est faite de « tissus » différents ; il en existe plusieurs types et toujours au moins deux pour une espèce donnée ; leur mode d'affrontement en biseau fait que le sac digestif constitue « histologiquement » une sorte de segment mixte intestinal. On peut supposer que la discontinuité de la paroi du sac intestinal d'*Entodinium* est le signe d'une organisation primitive, encore inachevée (1). L'œsophage, dans sa partie antérieure, n'est pas le prolongement de l'infundibulum et ne mérite nullement l'appellation de cytopharynx. C'est un entonnoir ouvert, dans lequel vient s'enfoncer l'infundibulum ; sa paroi présente une échancrure où prend place l'extrémité de la bande ciliaire adorale. Il y a là, semble-t-il, un bel exemple d'ajustement. En effet, au moment de la division, la nouvelle zone ciliaire adorale et l'infundibulum se forment dans l'ectoplasme, à côté de l'ancien sac endoplasmique étiré et légèrement étranglé ; ses modifications sont assez difficiles à suivre, mais apparemment il se coupe, puis l'œsophage de l'opisthe s'organise et vient se placer en dessous de l'infundibulum qui s'emboîte dedans (2). C'est en quelque sorte une coaptation.

(1) La continuité de la paroi n'est jamais totale ; une interruption constante apparaît sur les photographies électroniques, près de l'œsophage, alors que celui-ci est un tube fermé accolé au sac endoplasmique. Peut-être est-ce par là que se fait le passage du micronucleus avant la conjugaison, du macro- et du micronucleus après la conjugaison.

(2) Cette origine explique fort bien que, vers l'avant, le tube œsophagien ne soit rattaché à rien ; il se différencie en effet de l'arrière vers l'avant.

CHAPITRE IV

VACUOLES CONTRACTILES

Bien que souvent considérées comme propres aux formes d'eau douce, les vacuoles contractiles existent chez les *Ophryoscolecidae* alors qu'elles font toujours défaut chez les espèces parasites telles que les Astomes ou les Apostomes, ainsi que chez la plupart des espèces marines. Ce fait peut suggérer deux réflexions : d'une part, que les *Ophryoscolecidae* ont probablement évolué à partir de formes vivant en eau douce ; d'autre part, qu'ils se comportent dans le liquide de la panse (ou du bonnet) un peu comme ils le feraient dans une mare très riche en détritux.

Les vacuoles pulsatiles des *Ophryoscolecidae* sont toujours de grande taille ; leur nombre et leur position sont des caractéristiques de l'espèce.

Plusieurs auteurs ont étudié leur structure, en particulier KRASCHENNIKOW (1929), HAYE (1930) et MAC LENNAN (1933); mais nos observations personnelles ne concordent pas toujours avec celles de nos devanciers.

A. Étude au microscope optique.

Malgré leurs dimensions, les vacuoles contractiles des *Ophryoscolecidae* sont d'une observation difficile en raison d'une particularité de leur cycle. En effet, celui-ci comprend une phase de repos (« resting stage » de MAC LENNAN) qui s'intercale entre le début et la fin du stade diastole. Cette phase de repos dure un temps variable suivant les espèces, quelquefois jusqu'à quarante-cinq minutes (cas d'*Ophryoscolex*, d'après MAC LENNAN) ; elle représente l'état que prennent les vacuoles lorsque les conditions du milieu externe deviennent défavorables (abaissement de la température, oxygénation...). En particulier, dès que les zones ciliaires se rétractent, les vacuoles cessent leurs pulsations et se trouvent en phase de repos. On conçoit donc aisément que ce stade soit celui qui s'observe le plus souvent, et de beaucoup. C'est là d'ailleurs un facteur favorable lorsqu'il s'agit de faire de la systématique, car le dénombrement des vacuoles est alors aisé, et la détermination des espèces s'en trouve facilitée. Mais, pour le travail de cytologie, c'est un lourd handicap. Il faut, pour l'observation *in vivo*, maintenir des conditions aussi voisines que possible de celles de la normale (1); encore n'est-on jamais assuré de ne pas avoir affaire à des

(1) Or les travaux de physiologie et de biochimie montrent que, aussitôt la panse ouverte et son contenu prélevé, la flore bactérienne subit des variations et l'équilibre des produits de fermentation (acide acétique, acide butyrique, acide propionique) se modifie.

phénomènes pathologiques. Les fixations doivent être faites très rapidement, afin d'immobiliser des Infusoires dont les vacuoles sont actives; et nos préparations, pourtant nombreuses, montrent que ce résultat est rarement atteint. Les stades systole et diastole sont toujours très peu fréquents.

1^o *Cas d'Eudiplodinium medium*. — *a. STRUCTURE DES VACUOLES AU STADE QUIESCENT*. — *Eudiplodinium medium* possède deux vacuoles pulsatiles situées dans l'ectoplasme, sur le côté droit du corps, près de sa



FIG. 53. — *Eudiplodinium medium*. Coupe longitudinale d'une vacuole au stade quiescent. Contre sa paroi sont appliqués des granules et vésicules osmiophiles (1).

face dorsale; elles sont en grande partie logées dans les deux dépressions du bord dorsal du macronucleus (fig. 2). Ce sont de grosses vésicules claires, en forme de lentille, mesurant de 25 à 30 μ de diamètre et de 10 à 12 μ d'épaisseur. A chaque vacuole correspond un pore permanent, de 3 μ de diamètre, bien visible sur les montages *in toto*; les coupes montrent qu'il correspond à une invagination de la couche cuticulaire externe. Celle-ci constitue la paroi du canal vacuolaire, long de quelques microns, qui aboutit à peu près au centre de la paroi latérale de chaque vacuole, mais se trouve oblitéré par la membrane vacuolaire. On ne remarque pas, autour du canal, de fibrilles annulaires formant une sorte de sphincter, comme STRELKOW (1929) en a observé chez *Cycloposthium*.

L'imprégnation par l'acide osmique noircit le pourtour des vacuoles; cependant, de l'examen attentif des préparations et surtout des coupes, il ressort que la membrane même de la vacuole n'est pas imprégnée; c'est une simple ligne jaune à peine plus foncée que le reste du cytoplasme. Mais contre elle se presse tout un cortège de granulations osmiophiles et de vésicules dont la

paroi est fortement colorée en noir et le contenu un peu plus sombre que le cytoplasme; leur forme est le plus souvent sphérique, parfois irrégulière, leur diamètre varie de 0,5 à 3 μ (fig. 53). Granulations et vésicules forment une enveloppe interrompue seulement au niveau du canal évacuateur. Parfois le cytoplasme entourant la vacuole est lui-même bruni par l'osmium et forme une sorte de capsule contenant des granulations et des vésicules. D'autres se trouvent à l'extérieur, dans l'ectoplasme banal. Des petites vacuoles claires apparaissent au sein de

(1) Les figures 53 à 68 représentent des portions de coupes pratiquées dans des Ciliés imprégnés par l'osmium suivant la technique de Mann-Kopsch. — *c. e.*, canal évacuateur; *ec.*, ectoplasme; *en.*, endoplasme; *M.*, macronucleus; *m.*, micronucleus; *æ.*, œsophage; *p.*, pore vacuolaire; *v.*, vacuole contractile.

cette capsule (fig. 54 et 55) ; ce sont les vacuoles accessoires qui donneront naissance à la future vacuole pulsatile, lorsque l'actuelle se sera vidée. La zone de cytoplasme spécialisé qui entoure chaque vacuole est également visible sur les coupes colorées par l'hématoxyline au fer, en raison de sa forte basophilie.

b. CYCLE. — A ce stade quiescent fait suite un gonflement de la vacuole, qui devient sphérique ; c'est la fin de la diastole. La systole intervient immédiatement après, provoquant la vidange de la vacuole. En même temps apparaissent de nouvelles vacuoles accessoires qui grossissent et confluent (début de la diastole) pour donner naissance à la vacuole

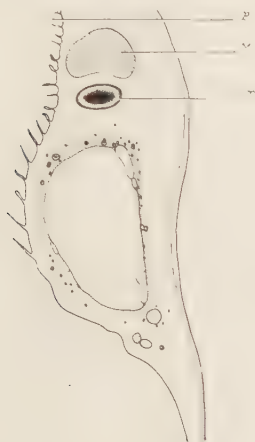


FIG. 54.



FIG. 55.

FIG. 54. — *Eudiplodinium medium*. Coupe transversale d'une vacuole au stade quiescent. Cortex homogène contenant des vésicules osmiophiles et de petites vacuoles claires.

FIG. 55. — *Eudiplodinium medium*. Vacuole au stade quiescent. Le cortex vacuolaire est interrompu seulement au niveau du canal évacuateur.

quiescente que nous connaissons. Ces vacuoles accessoires naissent sur place, dans l'aire qui était occupée précédemment par la vacuole principale.

Sur les coupes de Ciliés imprégnés par l'osmium, la vacuole en fin de diastole est limitée par une membrane claire. Les formations osmiophiles ont diminué d'importance ; on ne trouve plus que quelques granules ou vésicules appliqués de-ci de-là contre la membrane vacuolaire (fig. 56).

La systole proprement dite est très rapide, il n'est donc pas curieux que les images en soient rarissimes. La figure 57 correspond, d'après nous, au début de ce stade, car le canal vacuolaire n'est plus oblitéré et le volume de la vacuole a déjà nettement diminué.

Au début de la diastole, l'enveloppe osmiophile redevient plus épaisse ;

granules et vésicules limitent presque de toutes parts l'aire vacuolaire où apparaissent des vacuoles claires dont la confluence va donner naissance à la nouvelle vacuole contractile (fig. 58). Ces vacuoles proviennent sans



FIG. 56.

FIG. 56. — *Eudiplodinium medium*. Vacuole en fin de diastole.

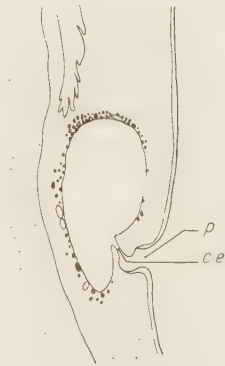


FIG. 57.

FIG. 57. — *Eudiplodinium medium*. Vacuole en début de systole.

doute en partie du gonflement de celles que nous avons vu se former avant la fin de la diastole précédente ; d'autres doivent apparaître à ce moment. Parmi les vésicules dont l'osmium a coloré le pourtour, certaines sont

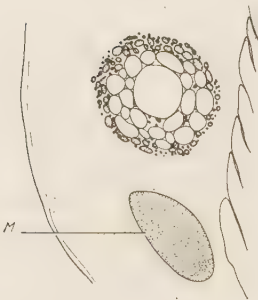


FIG. 58.



FIG. 59.

FIG. 58. — *Eudiplodinium medium*. Vacuole en début de diastole.

FIG. 59. — *Eudiplodinium medium*. Diastole un peu plus avancée.

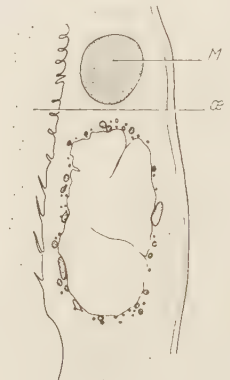


FIG. 60.

FIG. 60. — *Eudiplodinium medium*. Stade de fin de confluence des vacuoles, précédant l'état quiescent.

petites, d'autres nettement plus grosses et possèdent une paroi assez ténue. Leur contenu est parfois très clair, ce qui rend la distinction malaisée à faire entre ces éléments et les vacuoles accessoires. Nous reviendrons sur cette question.

La figure 59 représente un stade de diastole légèrement antérieur à l'état quiescent. Deux vacuoles occupent l'espace vacuolaire, lequel est délimité très nettement par son enveloppe d'inclusions osmiophiles. La confluence de ces vacuoles (fig. 60) donne naissance à la vacuole quiescente. Celle-ci se gonflera ultérieurement, mais sans l'apport de vacuoles accessoires.

Des stades analogues peuvent s'observer sur les coupes colorées à l'hématoxyline : de nombreuses petites vacuoles ou quelques-unes plus grosses occupent l'espace vacuolaire limité par une zone de cytoplasme basophile.

2° **Autres espèces.** — La structure vacuolaire observée chez *Eudiplodinium medium* se retrouve, avec les mêmes particularités, chez plusieurs autres espèces, en particulier *Eudiplodinium maggii*.



FIG. 61.



FIG. 62.



FIG. 63.

FIG. 61. — *Polyplastron multivesiculatum*. Coupe intéressant deux vacuoles, l'une (*v. p.*₁) en début de diastole, l'autre (*v. p.*₂) au stade quiescent.

FIG. 62. — *Polyplastron multivesiculatum*. Deux vacuoles au stade quiescent avec cortex homogène.

FIG. 63. — *Polyplastron multivesiculatum*. Deux coupes successives (*A* et *B*) d'une vacuole au stade quiescent.

Mais, comme l'a déjà noté MAC LENNAN (1933), il existe un autre type de vacuole contractile, un peu différent du précédent, que nous avons pu étudier chez *Polyplastron multivesiculatum*. La différence essentielle réside dans le fait que les vacuoles accessoires ne se forment pas à l'intérieur d'une aire vacuolaire délimitée. Voici comment paraît se dérouler le cycle : au stade quiescent, les vacuoles de *Polyplastron multivesiculatum*, au nombre de neuf, sont de forme sensiblement sphérique et mesurent de 12 à 14 μ de diamètre. Pore et canal évacuateur ne présentent pas de différences notables avec ceux d'*Eudiplodinium medium*, à part des dimensions un peu plus faibles. La vacuole est alors entourée de toutes parts, sauf du côté du canal évacuateur, par une enveloppe assez mince de cytoplasme basophile.

Après imprégnation osmique, celui-ci apparaît composé de granules sombres et de petites sphérules à paroi noire ou bien par une substance homogène gris foncé contenant des granules noirs (fig. 61, 62, 63). En dehors de ce cortex, on trouve quelques petites vacuoles accessoires (paroi et contenu clairs).

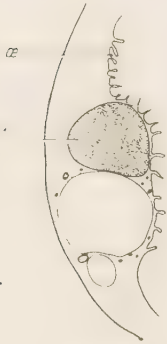


FIG. 64.



FIG. 65.

FIG. 64. — *Polyplastron multivesiculatum*.
Vacuole en fin de diastole.

FIG. 65. — *Polyplastron multivesiculatum*.
Vacuole en fin de diastole.

En fin de diastole, la vacuole se gonfle, tandis que l'enveloppe basophile s'amincit nettement. Sur les coupes imprégnées par l'osmium, on ne voit plus qu'un nombre réduit de vésicules et de grains (fig. 64 et 65). Par contre, le nombre des petites vacuoles accessoires augmente sensiblement ; certaines sont parfois déjà assez grosses. Elles se disposent en couronne régulière autour de la vacuole principale, ce qui confère à l'ensemble, sur les montages *in toto* (sur le vivant également), un aspect en rosace très caractéristique (1) (fig. 6 E).

Après la systole, dont nous n'avons pas observé d'images sur nos coupes, ces vacuoles accessoires se rassemblent et confluent pour donner une nouvelle vacuole quiescente (fig. 66, 67 et 68). Simultanément, le nombre



FIG. 66.



FIG. 67



FIG. 68.

FIG. 66. — *Polyplastron multivesiculatum*. Deux coupes successives (A et B) d'une vacuole en début de diastole.

FIG. 67. — *Polyplastron multivesiculatum*. Vacuole en diastole. Noter la présence d'une vacuole accessoire en dehors de la couronne d'inclusions osmiophiles.

FIG. 68. — *Polyplastron multivesiculatum*. Confluence des vacuoles précédant le stade quiescent.

de granules osmiophiles et de vésicules à paroi osmiophile s'accroît. L'ensemble ne forme jamais une enveloppe aussi définie que chez *Eudiplodinium medium* ; l'organisation est moins stricte, moins rigoureuse.

(1) Alors que, chez *Eudiplodinium medium*, l'aspect en rosace se produit au début de la diastole, avant que les vacuoles accessoires rassemblées dans l'aire vacuolaire ne se fusionnent.

Alors que la nouvelle vacuole n'est pas encore formée, on voit déjà apparaître dans certains cas de nouvelles vacuoles accessoires. Ce chevauchement des stades rend l'interprétation des images et leur sériation assez délicate.

Dans les genres *Epidinium* et *Ophryoscolex*, le cycle vacuolaire est sensiblement analogue à celui de *Polyplastron multivesiculatum*. Le cytoplasme basophile périvacuolaire est souvent facile à observer (fig. 26 A).

3^o **Discussion.** — La présence, autour de la vacuole des *Ophryoscolecidae*, d'une zone cytoplasmique particulière, présentant une nette osmiophilie, a été reconnue par plusieurs auteurs qui en ont proposé des interprétations différentes.

Pour KRASCHENNINIKOW (1929), il s'agit d'une membrane assez épaisse qui représente l'équivalent de l'appareil de Golgi de ces Ciliés. Pour HAYE (1930), cette membrane renferme de petits grains lipidiques et en son sein se différencient les vacuoles accessoires. MAC LENNAN (1933) réfute ces deux théories ; d'après lui, il n'existe que des vacuoles au contenu incolore et à la paroi claire ; contre celle-ci sont appliqués, en plus ou moins grand nombre, des petits granules osmiophiles qui lui confèrent une teinte sombre sur les préparations. Ces granules sont des corps de Golgi. Ils existent dans tout l'ectoplasme, mais se rassemblent de préférence contre les vacuoles pulsatiles.

Nous ne pouvons souscrire à aucune de ces interprétations. Certes, l'appareil de Golgi existe chez nos Ciliés, mais il n'est jamais ectoplasmique ; les dictyosomes se rencontrent toujours et uniquement dans l'endoplasme. Le microscope électronique a, sur ce point, entièrement confirmé nos observations optiques (cf. p. 663). D'ailleurs, si la thèse de KRASCHENNINIKOW ne peut être retenue, en particulier parce qu'elle méconnaît les véritables critères morphologiques de l'appareil de Golgi (GRASSÉ et HOLLANDE, 1941), celle de MAC LENNAN nous semble également critiquable. Les vésicules à paroi osmiophile renferment une substance qui n'est pas incolore comme celle des vacuoles (principales ou accessoires), mais toujours plus colorée que le cytoplasme et légèrement réfringente ; de plus, quel que soit le soin apporté à la confection de la préparation et à son observation, leur cortex apparaît toujours absolument lisse et non granuleux. Il ne peut être formé par la juxtaposition de petits éléments punctiformes.

L'explication de la structure et du cycle vacuolaire des *Ophryoscolecidae* n'en reste pas moins difficile à fournir. Les formations osmiophiles sont-elles les précurseurs directs des vacuoles, comme TAYLOR (1923) l'a supposé pour les *Euplotes* ? Les granules osmiophiles se gonflent-ils pour devenir vésicules à cortex osmiophile, puis vacuoles accessoires, puis vacuoles ? En dépit des difficultés parfois rencontrées pour distinguer des vacuoles accessoires les grandes vésicules à paroi sombre mais mince, nous pensons qu'il s'agit là de deux catégories distinctes d'organites cellulaires.

Le cortex de la vacuole, qu'il soit strictement délimité (cas d'*Eudiplo-*

dinium medium) ou un peu diffus (cas de *Polyplastron multivesiculatum*), correspond à une zone cytoplasmique spécialisée comme on en trouve chez bien des Ciliés, soit sous la forme d'une enveloppe continue ou d'un anneau (*Dogielella*), soit sous la forme d'un manchon entourant les canalicules qui se déversent dans un réservoir (*Paramecium*). Son rôle est vraisemblablement d'extraire du cytoplasme l'eau ou la solution aqueuse qu'éliminera la vacuole. Peut-être s'agit-il d'une simple démixion, peut-être des phénomènes sécrétoires plus complexes entrent-ils en jeu (FAURÉ-FRÉMIET et ROUILLER, 1959).

Quand les vacuoles pulsatiles possèdent un cortex différencié, une enveloppe de plasma néphridien ou de spongiome (GELEI, 1925, 1928), celui-ci renferme très généralement des lipoprotéines qui réduisent le téтроxyde d'osmium. Dans certains cas, cependant, il semble y avoir sidérophilie, mais non osmiophilie (*Bodo*, *Anthophysa vegetans*). Chez les *Ophryoscolecidae*, le cortex vacuolaire possède ces deux affinités tinctoriales.

Donc, la vacuole pulsatile est entourée d'une enveloppe, qui est parfois homogène avec quelques granulations réparties dans sa masse, mais le plus souvent formée de granules et de vésicules. Chez *Eudiplodinium medium*, les vacuoles accessoires se forment au sein de cette enveloppe (en accord avec ce que dit HAYE) ou à l'intérieur de l'espace qu'elle enferme. Chez *Polyplastron*, elles naissent parfois en dehors d'elle, mais toujours à son contact. Nous pensons que les granules osmiophiles subissent une évolution; ils grossissent et forment les vésicules, qui elles-mêmes augmentent de volume, surtout après la systole. Elles doivent éclater au début de la diastole, puis le cycle recommence.

Quelle est la nature de ces inclusions osmiophiles ? Nous en reparlerons plus loin. Disons tout de suite qu'elles ne se confondent sûrement pas avec les petites vacuoles colorables par le rouge neutre dont l'ensemble constitue le vacuome (p. 668). MAC LENNAN a montré que celles-ci ne s'imprégnaient jamais par l'osmium ; elles n'ont d'ailleurs pas la même localisation.

B. Étude au microscope électronique.

L'osmiophilie prononcée des inclusions périvacuolaires laissait espérer leur parfaite mise en évidence par les techniques de la microscopie électronique. Il n'en a cependant rien été.

1° *Description*. — Les vacuoles pulsatiles apparaissent comme de grands espaces clairs limités par une mince membrane cytoplasmique et renfermant une substance très légèrement duveteuse. Le pore et le canal évacuateur sont toujours bien visibles, comme des différenciations permanentes.

Nous avons pu reconnaître des stades variés du cycle vacuolaire. La figure 3, planche XIII, correspond, évidemment, à un début de diastole, les vacuoles accessoires se sont rassemblées et ne vont pas tarder à confluer.

Cette fusion est achevée sur la figure 2, planche XII, mais les bords de la vacuole restent sinueux. Puis la vacuole s'arrondit et son contour devient régulier ; des petites vacuoles accessoires apparaissent à la périphérie (Pl. XIII, fig. 1 et 2).

Le cytoplasme périvacuolaire ne semble pas spécialement différencié ; il renferme les inclusions ordinaires.

2° Discussion. — Ces aspects décevants ne sont pas l'apanage exclusif des *Ophryoscolecidae*. Les *Isotrichidae* (Pl. XIV, fig. 1) et les *Cycloposthiidae* (Pl. XIV, fig. 2) nous ont livré des images analogues. C'est pourtant chez *Cycloposthium bipalmatum* que STRELKOW (1929) a observé l'un des beaux cas de cortex vacuolaire osmiophile, dont le dessin a été souvent reproduit. Notons, d'ailleurs, que la continuité de cette enveloppe pourrait bien être due au fait que STRELKOW a pratiqué l'imprégnation osmique à chaud ; cette technique révèle effectivement, chez les *Ophryoscolecidae*, une enveloppe homogène que l'imprégnation à froid montre formée de granules et de vésicules. Il y a, dans le premier cas, un empatement indiscutable.

Le cortex vacuolaire ne serait-il donc qu'un artéfact ? C'est peu probable, et d'autant plus qu'il existe des Ciliés chez lesquels le spongioplasme est visible au microscope électronique. C'est le cas, par exemple, de *Paramecium caudatum*. Autour des canaux vacuolaires, on trouve un feutrage de filaments moyennement denses aux électrons (Pl. XIV, fig. 3 et 4). Ce sont des tubules mesurant plus de 200 Å de diamètre, suivant des trajets sinueux et débouchant probablement dans le canal vacuolaire. FAURÉ-FRÉMIET et ROUILLER (1959) ont observé les mêmes structures chez *Ophrydium versatile* et *Campanella umbellaria*. Ce sont, sans doute, des tubules analogues que GATENBY, DALTON et FÉLIX (1955) ont vus au voisinage de la vacuole de *Vorticella* et de *Paramecium aurelia*, mais, les décrivant comme des « doubles membranes », ils les ont confondus avec des saccules golgiens. Il n'y a pourtant aucune confusion possible entre ces deux sortes d'ultrastructures.

Cependant, de tels tubules n'existent pas autour de la vacuole contractile des *Ophryoscolecidae* (1). Nous avons longtemps cherché quelle solution donner à ce problème. Celle que nous proposons n'est encore qu'une hypothèse. Deux faits nous ont guidée : premièrement, la basophilie marquée du cortex vacuolaire ; deuxièmement, la présence assez courante de lamelles d'ergastoplasme au voisinage des vacuoles. Il n'y a même qu'en cet endroit que nous les ayons trouvées en amas (Pl. XIII, fig. 1), alors que généralement elles sont dispersées. Lorsqu'un ergastoplasme organisé n'est pas visible, on constate non rarement une grande abondance de grains de Palade (2). Faut-il en conclure que ce sont les éléments révélés par l'imprégnation osmique ? Ceci est bien possible dans le cas de l'er-

(1) L'imprégnation osmique donne d'ailleurs des images différentes : feutrage chez les Paramécies, granules et vésicules chez les *Ophryoscolecidae*, les *Isotrichidae* et les *Cycloposthiidae*.

(2) RUDINZINSKA (1958) a également noté l'abondance des grains de Palade autour de la vacuole de *Tokophrya infusionum*.

gastoplasme organisé, car on sait que ses membranes sont lipido-protéiques, mais plus difficile à admettre pour les grains de Palade essentiellement formés de ribonucléoprotéines. On nous objectera, d'autre part, que les lamelles ergastoplasmiques et les grains de Palade ne forment pas une véritable enveloppe vacuolaire. C'est certain ; mais rappelons-nous que cette enveloppe, qui apparaît presque continue sur les montages *in toto*, devient discontinue sur les coupes à la paraffine (5 ou 7 μ) ; il n'est pas étonnant que la discontinuité soit encore plus marquée dans le cas de coupes ultrafines (220 Å environ) qui ne permettent pas de saisir l'ensemble des structures mais seulement une faible partie.

L'imprégnation de l'ergastoplasme par l'acide osmique n'est certes pas une donnée classique. Cependant, nous pouvons en signaler un cas certain. Chez les *Dasytricha* traités par la méthode de Mann-Kopsch, le pourtour de l'appareil nucléaire se colore en noir foncé. Or, en cet endroit, se trouvent constamment des saccules ergastoplasmiques nombreux formant une couche continue autour du macro et du micronucleus (Pl. XIX, fig. 3).

Nous avons noté, d'autre part, que des feuilletts d'ergastoplasme venaient assez fréquemment se placer le long des canalicules qui entourent les canaux vacuolaires de *Paramecium caudatum*. Ceci semblerait indiquer que des rapports de contiguïté entre la vacuole et l'ergastoplasme n'existent pas seulement chez les *Ophryoscolecidae*. Si l'on admet que le cortex vacuolaire joue un rôle sécréteur, la présence d'ergastoplasme à ce niveau n'a, d'ailleurs, rien de surprenant.

CHAPITRE V

PLAQUES SQUELETTIQUES ET RÉSERVES POLYSACCHARIDIQUES

A. Plaques squelettiques.

Ignorées par les premiers observateurs, les plaques squelettiques ont été signalées pour la première fois par GÜNTHER (1899, 1900). Les travaux ultérieurs les mentionnent sous le nom d'appareil de soutien (Stützapparat), puis, après DOGIEL, c'est le terme de plaque squelettique qui prévaut.

Bien que plusieurs travaux aient été consacrés à la structure et à la nature de ces éléments très particuliers de l'ectoplasme des *Ophryoscolecidae*, en particulier ceux de DOGIEL (1923), SCHULZE (1924-1927), DOGIEL et FEDOROWA (1925), TRIER (1926), WEINECK (1931, 1934), MAC LENNAN (1934) et WESTPHAL (1935), ce sont encore des organes énigmatiques.

1° **Forme et structure.** — a. MICROSCOPIE OPTIQUE. — *Eudiplodinium medium*. — Cette espèce possède deux plaques squelettiques sur le côté droit du corps (fig. 2) ; l'une longue en partie le bord ventral du macronucleus, c'est la *primitive* ; l'autre est plus proche de la face ventrale du Cilié, c'est la *carine* (terminologie de DOGIEL, 1927). Toutes deux sont allongées et légèrement obliques par rapport à l'axe antéro-postérieur du corps. Leurs extrémités antérieures se situent à la base des replis circumciliaires de la zone adorale, leurs extrémités postérieures au niveau de la deuxième vacuole contractile, mais généralement la primitive est plus longue que la carine. La primitive, d'abord assez large (25 μ), se rétrécit rapidement (11-12 μ) et garde ensuite cette même largeur jusqu'à sa fin. La carine a la même forme générale, mais elle est à la fois plus inclinée, plus large dans sa partie antérieure et plus courte. Les extrémités postérieures sont toujours floues et imprécises. Parfois les deux plaques se rapprochent beaucoup l'une de l'autre vers l'arrière, s'élargissent et semblent se fusionner ; on a l'impression alors d'une plaque unique qui serait bifide vers l'avant (fig. 69). Les plaques sont plus épaisses au centre que sur les bords, si bien

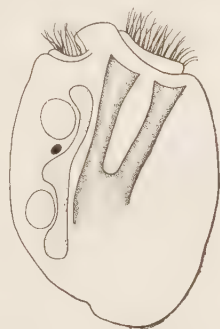


FIG. 69. — *Eudiplodinium medium*. Individu dont les deux plaques squelettiques confluent dans leur région postérieure. ($\times 160$).

que leur coupe transversale a la forme d'une lentille biconvexe (fig. 35, 36 et 37).

Chaque plaque est formée par une mosaïque de petits éléments prismatiques, enfoncés dans le cytoplasme perpendiculairement à la surface latérale du corps (fig. 70). Leurs sections transversales sont en forme d'hexagones, de pentagones, de quadrilatères ou de triangles irréguliers. Les prismes de la partie antérieure et de la partie postérieure sont toujours plus petits.



FIG. 70. — *Eudiplodinium mediodium*. Détail d'une plaque squelettique (carine). ($\times 700$.)

Les plaques ainsi constituées sont enfermées dans un filet fibrillaire, en continuité avec les fibres péri-endoplasmiques (fig. 35 et 36). Ces fibres se trouvent uniquement à la périphérie des plaques, jamais entre leurs éléments constitutifs.

Les espaces séparant les prismes, les « joints » du « carrelage », semblent remplis d'ectoplasme non spécialement différencié.

Autres espèces. — Les plaques squelettiques font défaut chez toutes les espèces du genre *Entodinium* et du sous-genre *Diplodinium* ; elles existent chez tous les autres *Ophryoscolecidae*, mais leur forme et leur structure sont variables.

Eudiplodinium maggi (fig. 6 C) possède une seule plaque squelettique, qui a la même position que la primitive d'*Eudiplodinium medium* et aussi la même structure ; elle en diffère par un amincissement plus marqué : $7\ \mu$ au niveau du sommet du macronucleus contre $11\ \mu$.

Polyplastron multivesiculatum (fig. 6 E et 71) possède cinq plaques squelettiques, deux à droite et trois à gauche. La primitive et la carine sont très comparables à celles d'*Eudiplodinium mediodium*. Les trois plaques du côté gauche sont étroites et courtes : l'une, rectangulaire, est médio-latérale, c'est l'anticarine (III) ; les deux autres, un peu plus longues et légèrement effilées vers l'arrière, sont disposées en oblique, symétriquement par rapport à l'anticarine ; ce sont le scutum (IV) vers la face ventrale et le tergum (V) vers la face dorsale. Contrairement à ce qui a été souvent écrit, ces trois plaques ne sont pas réunies par des bandelettes joignant leurs extrémités antérieures et donnant à l'ensemble la forme d'un M. Ces soi-disant bandelettes ne sont, en réalité, que des dépôts de granules polysaccharidiques (cf. p. 626).

Il n'y a qu'une seule plaque squelettique chez *Ostracodinium gracile*

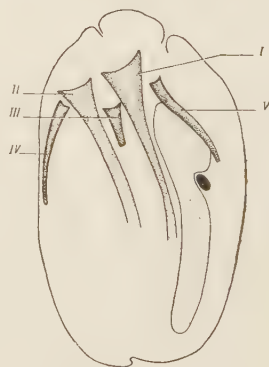
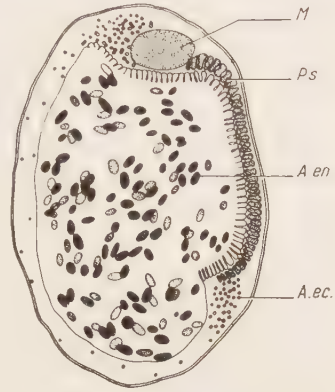


FIG. 71. — *Polyplastron multivesiculatum* vu par le côté gauche. Schéma montrant l'emplacement des cinq plaques squelettiques. — I, primitive ; II, carine ; III, anticarine ; IV, scutum ; V, tergum. ($\times 280$.)

gracile (fig. 6 F), très large puisqu'elle occupe tout le côté droit du corps depuis le macronucleus jusqu'au bord ventral, très longue aussi puisqu'elle dépasse fréquemment l'extrémité postérieure du macronucleus. Cette

FIG. 72. — *Ostracodinium gracile*. Coupe transversale à peu près à mi-longueur du corps. — A. ec., grains d'amylopectine ectoplasmiques; A. en., grains d'amylopectine endoplasmiques; M., macronucleus; P. s., plaque squelettique composée d'éléments en forme de bobines. (× 640.)



plaque unique est bombée et ses deux bords latéraux sont légèrement repliés vers l'intérieur du corps. Ses prismes ont une forme particulière, facile à observer sur les coupes transversales; leurs extrémités sont constamment plus larges que leur partie médiane, c'est une forme en « bobine » (fig. 72).

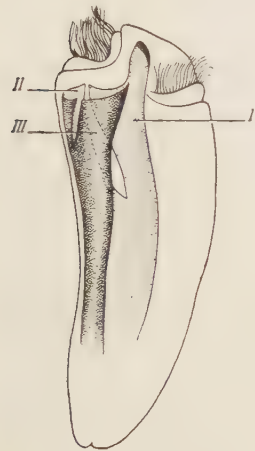


FIG. 73. — *Epidinium ecaudatum ecaudatum*, vu par le côté gauche. Schéma indiquant la disposition des plaques squelettiques. — I, primitive; II, sternum; III, parasternum. (× 380.)

Enoploplastron triloricastrum triloricastrum (fig. 6 G) renferme trois plaques squelettiques, deux sur le côté droit, la troisième commençant à gauche et passant progressivement à droite (1). Assez larges vers l'avant, elles se rétrécissent ensuite nettement, puis s'élargissent à nouveau et confluent plus ou moins.

Chez *Epidinium ecaudatum* (fig. 7 et 73), il y a également trois plaques squelettiques: la première, ou *primitive*, est située sur le côté droit; elle commence à l'extrémité antérieure du corps, entre les deux zones ciliaires, s'amincit puis redevient plus large, longe ventralement le macronucleus et se termine au-delà de l'extrémité postérieure de celui-ci. En avant, elle se recourbe légèrement vers le côté gauche. La seconde plaque, ou *sternum*, occupe la région ventrale du corps; elle aussi se rétrécit peu après son extrémité antérieure, puis s'élargit et vient se souder par son bord droit avec la primitive; les deux plaques n'en forment alors plus

(1) On peut les nommer respectivement *primitive*, *sternum* et *parasternum* comme chez *Epidinium* et *Ophryoscolex*. Pour on ne sait quelles raisons, DOGIEL (1927) les a numérotées en partant de la face ventrale, au lieu d'attribuer le numéro 1 à la plaque la plus proche du macronucleus, comme partout ailleurs.

qu'une (fig. 46). La troisième ou *parasternum*, plus étroite, commence sur le côté gauche du corps, elle devient progressivement plus interne puisqu'elle occupe le bras ectoplasmique qui sépare l'œsophage du sac endoplasmique (cf. p. 597 et fig. 46). A mesure que ce bras s'atténue, le *parasternum* s'amincit et vient se fusionner avec la plaque déjà formée par la réunion de la primitive et du sternum. Les prismes ressemblent beaucoup à ceux d'*Ostracodinium gracile gracile*.

On compte également trois plaques squelettiques chez *Ophryoscolex caudatus* (la primitive, le sternum et le parasternum), disposées dans la partie antérieure à peu près comme chez *Epidinium* (fig. 8). Le *sternum*, d'abord ventral, passe progressivement sur le côté droit et vient longer le bord ventral du macronucleus. La *primitive* et le *parasternum* s'infléchissent et se placent perpendiculairement aux bords latéraux du sternum ; l'ensemble délimite ainsi une sorte de gouttière où passe l'œsophage (cf. p. 598 et fig. 47). Il y a d'abord fusion de la primitive avec le sternum (fig. 48), puis la gouttière s'ouvre progressivement. Les prismes ont la même forme que chez *Epidinium ecaudatum*.

b. MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE. — Les renseignements fournis par cette technique d'étude sont peu nombreux et n'apportent rien de nouveau, mais uniquement la confirmation des faits précédemment rapportés. Les prismes constituant les plaques squelettiques se reconnaissent très aisément sur les coupes par leur blancheur, leur faible densité aux électrons. Ils paraissent toujours absolument homogènes, sans la moindre trace de différenciation structurale (Pl. IV, fig. 1).

Leur contour est net, mais sans qu'on puisse dire qu'il y ait une « membrane ». Les prismes sont séparés les uns des autres par de l'ectoplasme banal. A la périphérie des plaques, on observe généralement la présence de cordons fibrillaires et assez souvent des lamelles d'ergastoplasme.

2° Caractéristiques histochimiques. — Si l'on ajoute une goutte de lugol à une suspension de Ciliés, on voit immédiatement les plaques squelettiques se colorer en brun acajou. Pour confirmer la nature polysaccharidique de ces éléments, nous avons utilisé trois techniques : le carmin de Best, la réaction d'Hotchkiss-Mac Manus à l'acide périodique-réactif de Schiff (P.A.S.) et la réaction de Bauer (acide chromique-réactif de Schiff). Dans tous les cas, le résultat est très nettement positif, mais c'est la réaction de Bauer qui nous a donné les préparations les plus jolies et les plus claires, aussi l'avons-nous utilisée couramment tout au long de cette étude.

Précisons, pour commencer, que les résultats sont les mêmes pour toutes les espèces étudiées, donc nous parlerons des *Ophryoscolecidae* en général (de ceux qui ont des plaques squelettiques, bien entendu).

1° La substance qui constitue les plaques squelettiques est un polysaccharide, les tests histochimiques en font foi. En effet, on admet généralement (LISON, 1953) que la réaction de Bauer est plus spécifique des polysaccharides que celle d'Hotchkiss-Mac Manus, laquelle révèle également

quelques substances protéiques porteuses des groupements 1-hydroxy 2-amino, 1-hydroxy 2-alkylamino, 1-hydroxy 2-cétonique.

Nous avons, d'autre part, pu constater que les tests histochimiques des protéines sont toujours absolument négatifs au niveau des plaques squelettiques.

2° C'est une substance très stable qui résiste à toutes les fixations : alcool, formol, Bouin, Duboseq-Brasil, Helly, Zenker, Champy, sublimé, etc.

3° C'est un polysaccharide neutre : il n'est pas métachromatique (mais il le devient après oxydation chromique poussée).

4° Sa solubilité dans l'amylase salivaire est faible. Sur les coupes ainsi traitées, à 37°, pendant trois quarts d'heure à une heure, les plaques se colorent encore très nettement en rouge par la réaction de Bauer, quoique peut-être moins intensément (alors que les granulations polysaccharidiques ont été dissoutes ; cf. p. 626). Il faut prolonger le traitement pendant deux à trois heures pour que le test histochimique soit négatif ; et encore, dans bien des cas, une zone rosâtre persiste à la périphérie des prismes ou dans leur partie interne.

Les plaques squelettiques ne sont pas solubles dans l'eau bouillante ; par contre, elles se dissolvent dans l'hypochlorite de sodium et dans la potasse (20 p. 100) à chaud.

5° Les prismes, observés en lumière polarisée, sont biréfringents.

A ces caractéristiques qualitatives, il convient d'ajouter quelques remarques sur les *variations quantitatives*.

Lorsque les Infusoires sont prélevés dans la panse d'un Bœuf ou d'un Mouton qui, quelques heures encore auparavant, s'alimentait normalement, soit en herbage, soit à l'étable, leurs plaques squelettiques donnent toujours une réaction intense avec tous les tests histochimiques ; on peut penser que la teneur en polysaccharide est élevée. C'est dans ces conditions également que les plaques squelettiques d'*Eudiplodinium medium* tendent à se souder par leurs parties basales. Mais, à Paris, les Ruminants abattus ont généralement voyagé pendant au moins une demi-journée et ont été gardés plus ou moins longtemps en attente à l'étable. Durant ce temps, aucune nourriture ne leur a été distribuée ; on leur a seulement donné à boire. Le contenu de la panse s'en trouve considérablement modifié, la quantité de liquide, au lieu d'être faible, est très importante ; l'expérience nous a appris à nous méfier de ces panses très liquides qui ne fournissent généralement que des Infusoires en piètre état (1). Même lorsque ceux-ci ne sont pas trop atteints et continuent à nager activement, on peut constater aisément que leurs réserves sont épuisées (cf. p. 625) ; leurs plaques squelettiques ne donnent plus des réactions aussi fortes avec les tests histochimiques ; en même temps, leur longueur semble diminuer. A un stade ultime de cet appauvrissement, les plaques squelet-

(1) Les populations bactériennes souffrent également de ces mauvaises conditions et leurs proportions se modifient de manière considérable (Роснон, communication personnelle).

tiques ne se colorent presque plus : seule réagit la partie périphérique des prismes.

3° *Discussion.* — Le caractère très particulier des plaques squelettiques dont on ne connaît l'équivalent chez aucun autre Cilié, et dont les réactions histochimiques ne permettent pas de préciser la nature exacte, a conduit nos prédécesseurs à donner des interprétations variées de ces organites.

Pour les uns, il s'agit uniquement d'un appareil de soutien et il est constitué par un polysaccharide spécial, l'ophryoscolecine, proche de la cellulose (DOGIEL, 1923 ; DOGIEL et FEDOROWA, 1925). D'après STRELKOW (1929), les plaques squelettiques des *Cycloposthiidæ* sont également formées d'ophryoscolecine, corps appartenant au groupe des hémicelluloses.

Pour beaucoup d'autres, les plaques jouent un rôle à la fois de soutien et de réserve (SCHULZE, 1924, 1927 ; MAC LENNAN, 1934), ou surtout de réserve (WESTPHAL, 1935). DOGIEL (1951) semble s'être rallié à cette interprétation (1).

Enfin, pour WEINECK (1931), il faut distinguer la paroi des prismes, qui serait formée de cellulose et d'ophryoscolecine, et leur contenu qui serait du paraglycogène.

Que penser de ces interprétations ? Voyons tout d'abord la question de la nature des plaques ; nous examinerons ensuite leur rôle possible.

a. NATURE DES PLAQUES SQUELETTIQUES. — Elles sont polysaccharidiques, c'est un fait certain et admis par tout le monde. Mais quel est ce polysaccharide ?

1° Ce n'est pas de l'amidon, car, premièrement, il ne se dissout pas dans l'eau bouillante et, deuxièmement, il se colore avec l'iode en brun acajou et non en bleu. Ceci est facile à contrôler lorsqu'un Cilié a absorbé des grains d'amidon, la différence entre les deux corps apparaissant alors en toute netteté.

2° Ce n'est pas du glycogène, car il est beaucoup plus stable à la fixation et difficilement attaquant par l'amylase.

3° Ce n'est pas de la chitine, car il se dissout dans la potasse à chaud.

4° Ce n'est pas de la cellulose, car il se dissout dans l'hypochlorite.

5° L'action de l'amylase montre qu'il est formé de chaînes d' α -glucose. Chez les animaux supérieurs, le seul corps ainsi constitué est le glycogène. Il n'en va pas de même chez les Protistes, où le nombre de ces composés apparaît de plus en plus grand ; mais les techniques histochimiques sont impuissantes à nous révéler leur composition exacte.

La ressemblance entre le polysaccharide des plaques squelettiques et le glycogène a conduit plusieurs auteurs à cette conclusion : il s'agit de

(1) TRIER (1926) est également favorable à ce rôle de soutien et de réserve, mais sagement il parle simplement d'hydrate de carbone.

paraglycogène. Qu'est-ce que le paraglycogène ? Ce nom a été donné par BÜTSCHLI au polysaccharide que l'on trouve chez les Grégarines ; c'est un corps dont les caractéristiques sont en quelque sorte intermédiaires entre celles du glycogène et de l'amidon, d'où le nom parfois utilisé d'amidon animal (MAUPAS). Mais il n'a jamais été analysé ; il est donc chimiquement inconnu.

Examinons cependant ce qui rapproche le polysaccharide des plaques squelettiques des *Ophryoscolecidae* et celui des grains de réserve des Grégarines. Tous deux forment des corps biréfringents, solubles dans la potasse à chaud, attaquables par la salive ; mais les plaques squelettiques se colorent en brun acajou par l'iode et le paraglycogène en rouge violacé ; celui-ci est soluble dans l'eau bouillante, pas les plaques squelettiques. D'autres petites différences viennent encore confirmer qu'il s'agit de deux corps chimiquement différents (coloration du paraglycogène par le violet de gentiane, phénomène de la croix noire...).

Il paraît prudent de conclure que le polysaccharide constituant les plaques squelettiques des *Ophryoscolecidae* est un corps particulier, auquel le nom d'ophryoscolecine créé par DOGIEL convient parfaitement. A condition, toutefois, de bien préciser que ce nom ne recouvre pas une entité chimiquement connue, mais seulement un polysaccharide dont les propriétés sont intermédiaires entre celles du glycogène et celles de l'amidon.

Que faut-il penser de l'interprétation de WEINECK (1934), suivant laquelle chaque prisme serait composé d'une paroi de cellulose à l'intérieur de laquelle se déposerait du paraglycogène ? Certes, nous avons pu constater que la couche pariétale de polysaccharide était le plus souvent insensible à l'action de l'amylase salivaire. Il se pourrait donc qu'il y ait une enveloppe chimiquement différente du contenu, mais nous n'avons jamais pu la mettre en évidence, quels que soient les colorants ou les réactions histochimiques utilisés.

En tout cas, il ne s'agit certainement pas d'une enveloppe fibrillaire, comme l'avait pensé WESTPHAL (1935). Nos préparations ne laissent aucun doute à cet égard et les photographies électroniques le confirment entièrement : les fibres se trouvent sur le pourtour de la plaque, mais ne s'insinuent jamais entre ses éléments (1).

Quant à la soi-disant présence de lipides signalée par MAC LENNAN (1934), elle semble bien hypothétique. Aucun autre auteur n'en a fait mention, et tous nos essais de coloration avec le rouge Soudan et le noir Soudan, soit en préparation extemporanée, soit après fixation et éventuellement oxydation, sont demeurés négatifs. D'ailleurs, si lipides il y avait, les fixations osmiques employées en microscopie électronique permettraient de reconnaître une substance assez dense aux électrons et non blanchâtre.

b. CES PLAQUES ONT-ELLES RÉELLEMENT UN RÔLE DE SOUTIEN ? — C'est possible, mais bien difficile à prouver. Chez les genres *Epidinium*

(1) Sauf parfois dans la région tout à fait antérieure.

et *Ophryoscolex*, on peut certes constater à la fois que les plaques squelettiques forment une sorte de gouttière autour de l'œsophage et que celui-ci ne présente jamais que des déformations minimes. En revanche, ces déformations sont de plus en plus marquées, à mesure que les plaques squelettiques diminuent d'importance, c'est-à-dire à mesure que les espèces considérées sont moins évoluées. Donc, si le rôle de soutien de l'œsophage est assez plausible dans le cas d'*Epidinium* ou d'*Ophryoscolex*, il l'est beaucoup moins dans celui de *Polyplastron* et d'*Eudiplodinium*, et l'« utilité » des plaques est alors assez contestable. Pourtant, c'est dans ce sous-genre que les plaques squelettiques sont apparues en premier lieu et ont pris un développement de plus en plus grand.

Il est donc permis de supposer que le rôle de soutien est peut-être secondaire, le rôle primaire étant celui de lieu de réserve. En effet, nous avons vu que, suivant les conditions alimentaires, la charge en polysaccharide des plaques squelettiques varie assez nettement. Lorsque l'Infusoire se trouve dans un milieu riche en substances nutritives, il doit pouvoir synthétiser des polysaccharides qui sont stockés, mis en réserve pour être utilisés ultérieurement en cas de « disette ». Cette accumulation se fait au niveau des plaques squelettiques, dont le développement est d'ailleurs de plus en plus notable, à mesure que les espèces sont plus évoluées et corrélativement manifestent des exigences alimentaires plus strictes.

L'évolution des plaques squelettiques à l'intérieur de la famille des *Polydiniidæ* pourrait bien avoir suivi un cours analogue à celui que l'on observe chez les *Ophryoscolecidae* (KOFOID, 1935 ; LATTEUR, 1958). En effet, bien qu'on ne connaisse que trois genres, et qui plus est trois genres monospécifiques, il est remarquable que deux d'entre eux (*Elephantophilus* et *Thoracodinium*) possèdent trois petites plaques squelettiques dont la fonction de support n'est pas évidente, rappelant ce que l'on trouve, par exemple, chez *Elytroplastron bubali*. Par contre, dans le troisième genre, *Polydinium*, il y a trois plaques squelettiques disposées autour de l'œsophage, comme chez *Ophryoscolex*, et formant une sorte de gouttière.

Les plaques squelettiques des *Cycloposthiidæ* semblent avoir évolué dans une autre direction. Ressemblant plutôt à celle des *Ostracodinium*, elles forment ce qu'on pourrait comparer à une carapace bivalve protégeant non seulement l'œsophage, mais le corps tout entier.

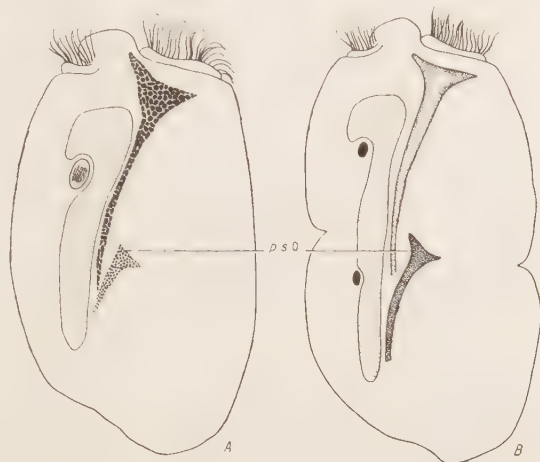
Chez les *Spirodiniidæ* et les *Ditoridæ*, il n'y a pas de squelette (STRELKOW, 1939).

Les plaques squelettiques des *Troglodytella* semblent davantage destinées à assurer une forme constante à l'extrémité antérieure du corps. Ce caractère, joint à une ciliature qui les apparenterait plutôt aux *Polydiniidæ*, contribue à isoler ce genre, dont la position reste mal définie à l'intérieur de l'ordre des *Entodiniomorpha*.

4° Les plaques squelettiques lors de la division. — L'observation d'individus en division montre que la ou les plaques squelettiques proviennent, non pas d'une division, mais d'une *néoformation*.

a. *Eudiplotodinium maggii*. — L'ébauche de la nouvelle plaque squelettique apparaît à peu près au moment où se creusent les vacuoles

FIG. 74. — *Eudiplotodinium maggii*. — A, apparition de l'ébauche de la nouvelle plaque squelettique au cours de la division ; B, à un stade un peu plus tardif, la nouvelle plaque se redresse et se développe ; p. s. o., plaques squelettiques de l'opisthe. ($\times 280$.)



de division. Le micronucleus est alors en prophase. Légèrement en dessous du futur plan de séparation des deux individus fils, on remarque une série de très petits prismes polysaccharidiques dessinant une bande

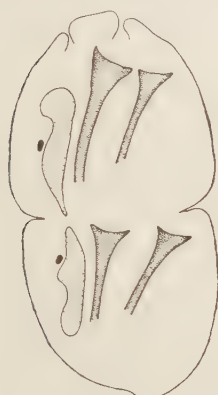


FIG. 75.

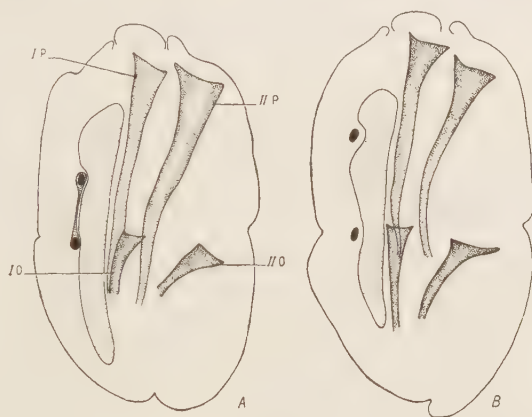


FIG. 76.

FIG. 75. — *Eudiplotodinium medium*. Stade assez avancé de division ; cependant, la carine de l'opisthe n'a pas encore pris sa position définitive. ($\times 160$.)

FIG. 76. — *Polyplastron multivesiculatum*. — A et B, deux stades du développement des plaques squelettiques pendant la division. I O., primitive de l'opisthe ; I P., primitive du proter ; II O., carine de l'opisthe ; II P., carine du proter. ($\times 280$).

élargie vers l'avant et effilée vers l'arrière (fig. 74 A). Incurvée sur son bord ventral, la nouvelle plaque squelettique est à la fois plus proche de la cuticule que l'ancienne et plus inclinée par rapport à l'axe longitu-

dinal. Seule son extrémité distale vient se placer au-dessus ou dans le prolongement de la plaque préexistante.

Peu à peu la plaque de l'opisthe s'allonge et se redresse (fig. 74 B), en même temps que ses éléments augmentent de taille. L'extrémité antérieure se rapproche du macronucleus, si bien qu'au moment de la séparation les plaques squelettiques du proter et de l'opisthe ont même structure et même orientation; toutefois, celle de l'opisthe est généralement un peu plus courte.

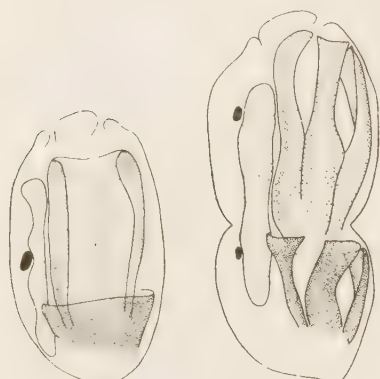


FIG. 77.

FIG. 78.

FIG. 77. — *Ostracodinium gracile gracile*. Néoformation de la plaque squelettique de l'opisthe au cours de la division. ($\times 300$.)

FIG. 78. — *Enoploplastron triloricaum triloricaum*. Apparition des trois plaques squelettiques de l'opisthe par néoformation. ($\times 300$.)

b. AUTRES ESPÈCES. — Nous avons retrouvé le même phénomène de néoformation des plaques squelettiques chez toutes les espèces étudiées : *Eudiplodinium neglectum bovis*, *E. medium* (fig. 75), *E. affine*, *Polyplastron multivesiculatum* (fig. 76), *Ostracodinium gracile gracile* (fig. 77), *Enoploplastron triloricaum* (fig. 78), *Epidinium ecaudatum*, *Ophryoscolex caudatus tricornatus*. Dans tous les cas, la nouvelle plaque est à la fois formée d'éléments plus petits, et plus

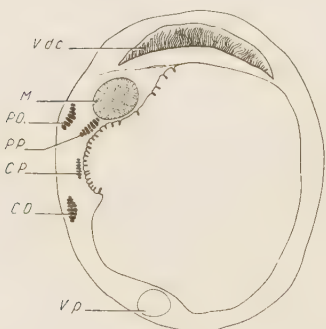


FIG. 79.

FIG. 79. — *Polyplastron multivesiculatum*. Coupe transversale d'un individu en division. — C. O., carine de l'opisthe; C. P., carine du proter; M., macronucleus; P. O., primitive de l'opisthe; P. P., primitive du proter; V. d. c., vacuole de division de l'ébauche dorsale (c); V. p., vacuole pulsatile. ($\times 560$.)

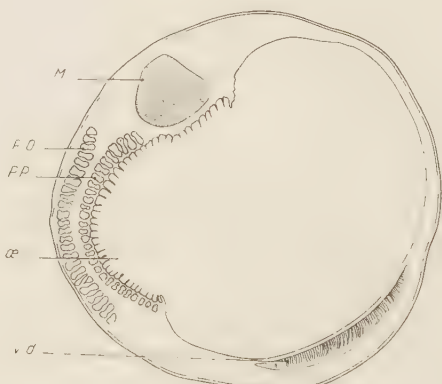


FIG. 80.

FIG. 80. — *Ostracodinium gracile*. Coupe transversale d'un individu en division. — M., macronucleus; œ. œsophage; P. O., et P. P., plaques squelettiques de l'opisthe et du proter; V. d., vacuole de division. ($\times 950$.)

proche de la périphérie du corps. Les coupes transversales montrent fort bien cette superposition des anciens et des nouveaux éléments (fig. 79 et 80).

Chez *Eudiplodinium medium* ou *Polyplastron multivesiculatum* (fig. 76), on suit très bien le déplacement progressif des nouvelles plaques ; au début, l'ébauche de la primitive est superposée à la fois à l'ancienne primitive et à l'ancienne carine ; l'ébauche de la carine est très inclinée vers la face ventrale. Peu à peu, la primitive de l'opisthe vient se superposer à celle du proter, tandis que la carine ne le fait qu'un peu plus tard (1).

c. DISCUSSION. — KRASCHENNINIKOW (1955) a observé, chez un *Eudiplodinium neglectum* de l'Élan, la néoformation de la plaque squelettique de l'opisthe suivant un processus tout à fait analogue à celui que nous avons rapporté pour *Eudiplodinium maggii*.

SCHULZE (1924-1927) avait d'ailleurs décrit précédemment le même phénomène pour *Epidinium ecaudatum hamatum*. En fait, et contrairement à ce que pense KRASCHENNINIKOW, il n'y a pas deux modes de formation des nouvelles plaques squelettiques : division dans certains cas, par exemple chez *Ophryoscolex caudatus* (GÜNTHER, 1899), *Ostracodinium obtusum*, *Epidinium ecaudatum* (WESTPHAL, 1935), et néoformation dans d'autres : *Eudiplodinium neglectum*, *Eudiplodinium maggii*, *Epidinium ecaudatum hamatum*..., mais toujours néoformation. Nos observations ne nous laissent aucun doute à ce sujet.

D'après DOGIEL (1925 *b*), les microconjugants d'*Opisthotrichum janus* ne possèdent pas de plaques squelettiques. Nous n'avons malheureusement pas eu l'occasion d'observer de tels individus et ne savons pas comment ils réacquièrent ces organites après la conjugaison.

B. Réserves polysaccharidiques.

1° **Morphologie.** — a. *Eudiplodinium medium*. — Les réactions des polysaccharides ne révèlent pas seulement les plaques squelettiques, mais aussi des granulations dont l'abondance est très variable. De forme ovoïde, avec au centre une sorte de hile, on les trouve aussi bien dans l'ectoplasme que dans l'endoplasme, mais, si leurs caractéristiques histochimiques sont identiques, leurs dimensions ne sont pas les mêmes. Les granulations de l'endoplasme mesurent en moyenne $2,5 \times 4 \mu$, celles de l'ectoplasme environ $1 \mu \times 1,5 \mu$. Les premières semblent réparties au hasard ; les secondes, par contre, sont plus nombreuses en certains lieux privilégiés : 1° autour du rectum, surtout sur sa face interne ; 2° juste au-dessus du sac endoplasmique, entre celui-ci et les zones ciliaires.

Très abondantes chez les Infusoires ayant une nourriture riche à leur disposition, ces granulations polysaccharidiques peuvent devenir très peu nombreuses et même disparaître totalement.

(1) Ceci laisserait supposer que les extrémités antérieures des plaques sont en quelque sorte liées à des points donnés de la zone ciliaire adorale, leur déplacement vers la face dorsale se faisant corrélativement avec l'enfoncement de la ciliature, qui correspond, sur le côté droit, à un déplacement ventro-dorsal.

Au microscope électronique, elles apparaissent comme de grandes plages claires non structurées. Des saccules d'ergastoplasme sont fréquemment visibles à leur périphérie (Pl. XV, fig. 4).

b. AUTRES ESPÈCES. — On trouve des granulations polysaccharidiques analogues chez tous les *Ophryoscolecidae*, et il y a toujours une nette différence de grosseur entre celles de l'ectoplasme et celles de l'endoplasme (fig. 72).

La localisation préférentielle exacte des grains ectoplasmiques varie légèrement en fonction de la morphologie des espèces. Chez *Polyplastron multivesiculatum*, par exemple, ces réserves ont tendance à s'accumuler dans la région antérieure du corps, sur le côté gauche, entre les extrémités antérieures des trois petites plaques squelettiques.

Les variations quantitatives suivent sensiblement le même rythme pour toutes les espèces considérées. Dans une population donnée, toutes les espèces sont, ou très riches, ou moyennement riches, ou peu riches en granulations, ou encore en sont totalement dépourvues ; il n'y a que des variations individuelles de faible amplitude.

2° **Caractéristiques histochimiques.** — Ces granulations, aussi bien celles de l'ectoplasme que celles de l'endoplasme, se colorent vivement par le lugol, le carmin de Best, la réaction d'Hotchkiss-Mac Manus et celle de Bauer. Les réactions des protéines sont toujours négatives à leur niveau. Sur les coupes histologiques, les granulations apparaissent généralement comme des « trous ». Nous avons affaire à un polysaccharide dont, nous allons le voir, les caractéristiques sont assez voisines de celles de l'ophryoscolécine.

— C'est un polysaccharide neutre : il n'est pas métachromatique, mais il devient après oxydation (acide chromique 10 p. 100).

— Il est bien conservé par tous les fixateurs.

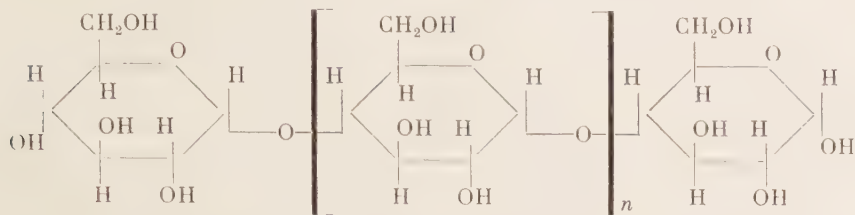
— Les granulations, observées en lumière polarisée, sont biréfringentes.

Mais, contrairement aux plaques squelettiques, elles sont bien solubles dans l'amylase salivaire. Cependant, il faut que l'enzyme agisse pendant au moins une heure à 37° pour que la réaction de Bauer, par exemple, soit vraiment négative à leur niveau, alors qu'il suffit généralement d'une demi-heure à trois quarts d'heure pour le glycogène.

3° **Discussion.** — Des granulations analogues, possédant les mêmes caractéristiques histochimiques, existent chez les *Isotricha* et les *Cycloposthium*. FORSYTH et HIRST (1953) ont pu isoler les premières, FORSYTH, HIRST et OXFORD (1953) les secondes, et les soumettre à l'analyse. Il s'agit d'un corps très voisin de l'amylopectine.

L'amylopectine est, avec l'amylose, l'un des constituants de l'amidon des plantes supérieures (20 à 30 p. 100 d'amylose et 70 à 80 p. 100 d'amylo-

pectine). Les deux corps sont constitués par des chaînes d'unités α -glucose, unies en 1,4.



Dans le cas de l'amylose, les chaînes sont linéaires et comprennent plusieurs centaines d'unités ; dans le cas de l'amylopectine, il s'agit de chaînes de 80 unités liées entre elles par des ponts glucosidiques en position 1-6. Cette structure ramifiée est un peu comparable à celle du glycogène, mais, pour ce corps, les chaînes sont plus courtes (11-12 unités) et le poids moléculaire plus élevé. On a trouvé des chaînes de 22 unités chez les *Holotriches* et de 23 chez les *Cycloposthium* (P. M. 200 000).

Bien que l'analyse chimique des granulations des *Ophryoscolecidae* n'ait pas été faite, il est permis de penser qu'il s'agit également d'un corps très voisin de l'amylopectine des plantes supérieures. La structure de ce polysaccharide, intermédiaire entre celle de l'amidon et celle du glycogène, rend compte des propriétés que nous avons trouvées également intermédiaires entre celles de ces deux corps plus connus.

Assez curieusement, il semble que ces grains polysaccharidiques aient été ignorés de la plupart des observateurs, peut-être en raison des conditions dans lesquelles s'était faite la récolte du matériel (cf. p. 619). Cependant, à notre avis, les couches cytoplasmiques dites « alvéolaires », dont parlent SCHUBERG (1888), EBERLEIN (1895) et GÜNTHER (1900), correspondent à des lieux riches en enclaves polysaccharidiques, car celles-ci ne se teignent pas par les colorants histologiques ordinaires et les coupes des Infusoires qui en contiennent montrent un cytoplasme creusé de nombreux alvéoles. La soi-disant différence de texture entre l'ectoplasme et l'endoplasme tient sans doute, en bonne partie, à la différence de taille entre les grains d'amylopectine de ces deux strates cytoplasmiques.

Ce que nous comprenons mal, c'est que MAC LENNAN ait pu parler de petites sphères de polysaccharide mesurant moins de $0,5 \mu$ de diamètre. Il est vrai que, d'après cet auteur, ce « glycogène » se colore par le Soudan III. L'aspect blanchâtre de ces grains sur les photographies électroniques ne laisse guère de doute sur l'absence de lipides en ces endroits.

4^e Conclusions. — Les *Ophryoscolecidae* sont donc capables de synthétiser un polysaccharide spécifique à partir des éléments nutritifs qui se trouvent à leur disposition. Ils peuvent utiliser, d'une part, les substances libérées dans la panse par suite de l'activité des Bactéries cellulolytiques : acide butyrique, acide propionique, acide acétique, et d'autre part les produits de dégradation des aliments figurés ingérés. D'après certains auteurs

(VAN DER WATH et MYBURGH, 1942), la digestion de la cellulose se ferait par l'intermédiaire de Bactéries symbiotiques ou ingérées avec la cellulose ; ceci n'a été ni démontré, ni infirmé, mais l'analyse cytologique ne montre pas la présence constante d'une flore « intestinale » pouvant jouer ce rôle. Quoi qu'il en soit, les Ciliés édifient des grains d'amylopectine qui s'accumulent dans l'ectoplasme, ou dans l'endoplasme. Une autre substance hydrocarbonée est stockée dans les plaques squelettiques; il doit s'agir d'un corps assez voisin de l'amylopectine, mais peut-être de poids moléculaire plus élevé, ou bien polymérisé (attaque plus difficile par l'amylase salivaire). Puis, lorsque le Ruminant hôte a fini son repas et que la digestion s'avance, les Ciliés commencent à utiliser leurs réserves hydrocarbonées, en commençant par les grains d'amylopectine. Dans un cycle normal, il n'est sans doute guère fait appel aux stocks des plaques squelettiques ; ceux-ci ne sont utilisés qu'en cas de disette. Ces hydrates de carbone représentent certainement pour les Infusoires un aliment énergétique de choix. Mais un fait nous paraît digne d'être souligné, c'est que, lorsque les granules disparaissent de l'ectoplasme ou de l'endoplasme, ils sont remplacés par du cytoplasme. Le Cilié est donc obligé d'effectuer sans cesse, dans les conditions normales, une synthèse protéique importante (1).

L'azote utilisé est-il celui des substances dissoutes dans le milieu extérieur, ou bien est-il emprunté aux aliments figurés, aux Bactéries ingérées ? Nous n'en savons rien. Mais cette synthèse est certainement fort importante du point de vue des rapports qui s'établissent entre les Ciliés et le Ruminant qui les héberge. Les Ciliés de la panse et du bonnet sont entraînés avec la masse alimentaire dans le feuillet puis dans la caillette, où ils sont digérés. On admet généralement qu'ils fournissent à leur hôte un apport protéique non négligeable, tant du point de vue qualitatif que du point de vue quantitatif.

Les lamelles d'ergastoplasme sont fréquentes le long des plaques squelettiques (chez *Cycloposthium bipalmatum* également) et surtout autour des grains d'amylopectine. Nous reviendrons ultérieurement sur leur rôle présumé (p. 667).

(1) Compensant les pertes très importantes subies pendant le stockage des polysaccharides (HEALD et OXFORD, 1953).

CHAPITRE VI

SYSTÈMES FIBRILLAIRES

L'ectoplasme des *Ophryoscolecidae* renferme des différenciations fibrillaires variées dont l'abondance constitue un des traits les plus frappants de l'organisation de ces Ciliés. Aussi, bien des études minutieuses leur ont-elles été consacrées, en particulier celles de SHARP (1914), BRAUNE (1914), REES (1931), BRETSCHNEIDER (1931, 1934) et FERNANDEZ-GALIANO (1947, 1955 *b*) ; il en est fait mention, en outre, dans certains travaux d'ensemble (DOGIEL, 1927 ; KOFOID et MAC LENNAN, 1930-1933). Mais les résultats de ces recherches forment un ensemble assez incohérent ; on constate entre eux de fréquents désaccords, parfois des contradictions.

Nous avons repris l'étude des différenciations fibrillaires en utilisant concurremment toutes les techniques mises en œuvre par nos prédécesseurs et en faisant porter nos observations sur un grand nombre d'espèces. La microscopie électronique nous a aidée à faire la distinction entre les différentes catégories de fibres, mais, en établissant leur ultrastructure, nous n'avons pas pour autant résolu le problème de leur fonction, qui reste le plus souvent hypothétique.

En première approximation, on peut considérer qu'il existe chez les *Ophryoscolecidae* deux grandes catégories de fibres : les unes se colorent par l'hématoxyline ferrique, les autres s'imprègnent par l'argent (technique au carbonate d'argent de del Rio Hortega). Les fibres sidérophiles sont de nature variée, mais il y en a au moins une catégorie que l'on peut toujours facilement identifier chez toutes les espèces, ce sont les fibres rétrociliaires. Nous allons les étudier en premier lieu.

A. Les fibres rétrociliaires.

1° **Microscopie optique.** — *a. Eudiplodinium medium.* — De belles fibres colorables par l'hématoxyline (1) partent de la base des zones ciliaires adorales et dorsales. Une coupe sensiblement sagittale permet d'en observer l'essentiel (fig. 81).

Correspondant à la *zone adorale*, on trouve toute une série de courtes fibres rétrociliaires. Elles prennent naissance à la base de la bande ciliaire

(1) La triple coloration de Mallory et le bleu de bromophénol mercurique les révèlent également.

et courent dans l'ectoplasme suivant une direction générale antéro-postérieure. Près de la périphérie, surtout dans la région ventrale, quelques-unes sont toujours nettement plus grosses et se prolongent jusqu'au réseau péri-endoplasmique auquel elles se rattachent (cf. p. 589 et fig. 34). D'autres se réunissent par deux ou trois pour former un nodule ovoïde où des zones sidérophiles alternent avec d'autres qui ne le sont pas ; il en part vers l'ar-

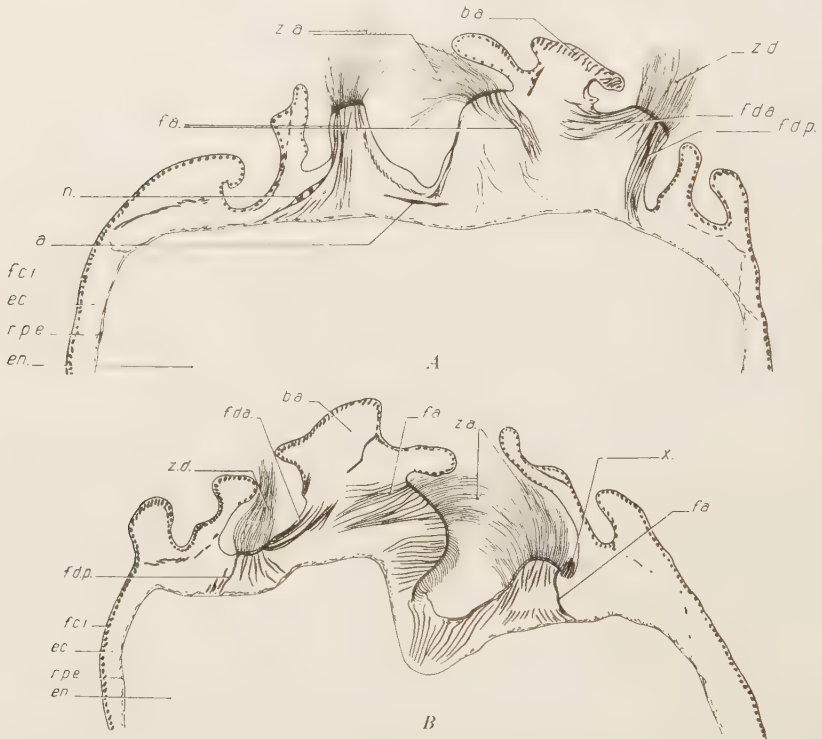


FIG. 81. — *Eudiplotidium medium*. Coupes parasagittales de l'extrémité antérieure montrant l'insertion et le trajet des fibres rétrociliaires. — *A*, zones ciliaires épanouies ; *B*, zones ciliaires rétractées. *a.*, anneau péri-œsophagien ; *b. a.*, bouchon apical ; *ec.*, ectoplasme ; *en.*, endoplasme ; *f. a.*, fibres rétrociliaires adorales ; *f. c. i.*, fibres cuticulaires internes ; *f. d. a.*, fibres rétrociliaires dorsales antérieures ; *f. d. p.*, fibres rétrociliaires dorsales postérieures ; *n.*, épaissement en nodule ; *r. p. e.*, réseau péri-endoplasmique ; *x.*, formation pénicillée ; *z. a.*, zone ciliaire adorale ; *z. d.*, zone ciliaire dorsale. ($\times 600$.)

rière une ou deux fibres assez épaisses qui vont s'anastomoser avec les fibres de la limite ectoplasme-endoplasme.

Pour la *zone dorsale*, on observe deux catégories de fibres :

1. Les unes (dorsales antérieures) sont insérées régulièrement tout le long du bord interne de la zone ciliaire et convergent vers l'intérieur du corps en suivant la paroi du disque dorsal, c'est-à-dire qu'elles sont sensiblement horizontales et relevées vers l'avant en fin de trajet lorsque les zones ciliaires sont épanouies (fig. 81 *A*), et suivent un trajet oblique, un peu postéro-antérieur, quand les zones ciliaires sont rétractées (fig. 81 *B*).

2. Les autres (dorsales postérieures) cheminent dans l'ectoplasme parallèlement à l'axe antéro-postérieur du corps. Celles qui sont issues de la partie moyenne de la bande ciliaire sont minces et courbes, tandis que les plus périphériques apparaissent comme des cordons assez épais dont les extrémités distales sont rattachées au réseau péri-endoplasmique.

b. AUTRES ESPÈCES. — De telles fibres rétro-ciliaires existent chez tous les *Ophryoscolecidae*, mais les variations d'espèce à espèce et surtout de genre à genre sont assez importantes. En particulier, le groupement en nodule et l'insertion sur les fibres du réseau péri-endoplasmique ne se rencontrent nulle part ailleurs que chez *Eudiplodinium medium*.

Entodinium. Des fibres courtes et ténues partent de la base de la zone ciliaire adorale (fig. 82). Apparemment, il n'existe pas de fibres ventrales particulières.

— *Diplodinium.* La répartition des fibres rétro-ciliaires et leur orientation sont sensiblement les mêmes chez *Eudiplodinium maggii* (fig. 83) que chez *Eudiplodinium medium*. Cependant, il ne semble pas y avoir de lien entre ces fibres et celles du réseau péri-

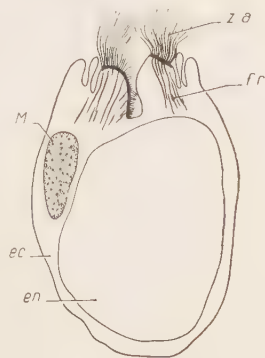


FIG. 82. — *Entodinium bursa*. Coupe sagittale. — *ec.*, ectoplasme; *en.*, endoplasme; *f. r.*, fibres rétro-ciliaires; *M.*, macronucleus; *z. a.*, zone ciliaire adorale. ($\times 640$.)



FIG. 83.

FIG. 83. — *Eudiplodinium maggii*. Coupe sagittale de l'extrémité antérieure d'un individu aux zones ciliaires épanouies. — *v. c.*, vacuole contractile; pour les autres symboles, voir figure 81. ($\times 560$.)



FIG. 84.

FIG. 84. — *Polyplastron multivesiculatum*. Coupe sagittale de l'extrémité antérieure d'un individu aux zones ciliaires épanouies. Mêmes symboles que pour la figure 81. ($\times 560$.)

endoplasmique, ou alors il est tout à fait exceptionnel, et nous n'avons jamais observé d'épaississements en nodules sur le trajet des fibres ventrales périphériques.

Le cas de *Polyplastron multivesiculatum* est un peu différent (fig. 84, 85, 86). De nombreuses fibres sidérophiles naissent à la base de la zone

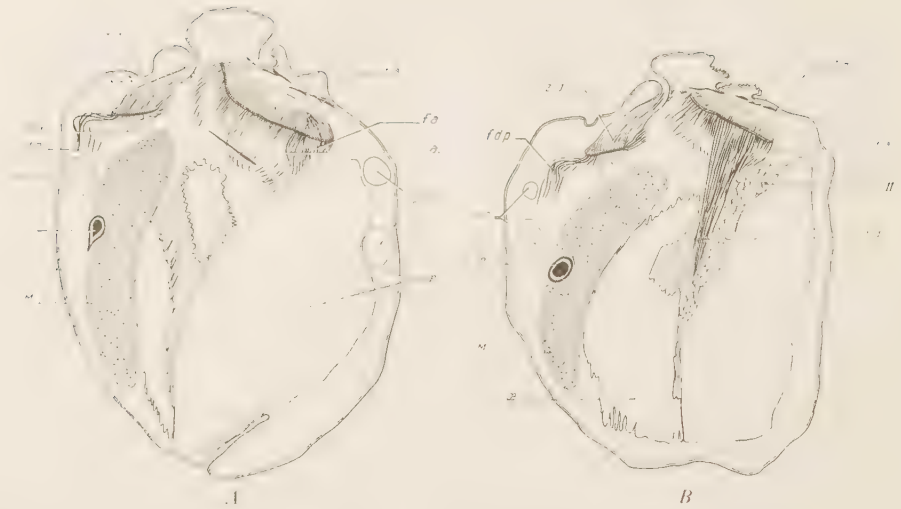


FIG. 85. — *Polyplastron multivesiculatum*. — A et B, coupes parasagittales proches du côté droit. a., anneau péri-œsophagien ; f. a., fibres rétrociliaires adorales ; f. d. a., fibres rétrociliaires dorsales antérieures ; f. d. p., fibres rétrociliaires dorsales postérieures ; f. æ., longues fibres rétrociliaires cheminant entre l'œsophage et la plaque squelettique II ; M., macronucleus ; m., micronucleus ; æ., œsophage ; p. s. II, plaque squelettique II (carine) ; v. c., vacuoles contractiles ; z. a. et z. d., zones ciliaires adorales et dorsales. ($\times 480$.)

ciliaire adoral. Les plus périphériques sont généralement un peu plus longues. Quelques-unes le sont tout particulièrement ; insérées sur le côté droit, elles courent rectilignement le long du bord dorsal de la plaque squelettique II (ou carine) et atteignent, ou même dépassent, le niveau du micronucleus (fig. 85 B et 86). De la bande ciliaire dorsale se détachent des fibres assez courtes, de direction générale antéro-postérieure, sauf les plus internes, qui ont tendance à remonter vers le bouchon apical en suivant la paroi du disque dorsal, un peu comme chez *Eudiplodinium medium*. D'autres fibres, beaucoup plus épaisses, beaucoup plus longues également, prennent naissance sur tout le bord externe de la bande ciliaire ; elles se dirigent en oblique à la fois vers la face dorsale et vers l'arrière, puis viennent longer la paroi du sac endoplasmique. On a même parfois l'impression qu'elles la traversent et pénètrent dans l'endoplasme. Lorsque les zones ciliaires sont invaginées, ces fibres dorsales périphériques



FIG. 86. — *Polyplastron multivesiculatum*. Coupe frontale. Mêmes symboles que pour la figure 85 ($\times 480$.)

forment, peu après leur point de départ, une boucle très caractéristique (fig. 85).

Epidinium (fig. 87 et 88). Des fibres rétrociliaires sont visibles à la base de toute la zone ciliaire adorale. Elles sont dans l'ensemble assez ténues et relativement courtes, sauf les plus périphériques, toujours un peu plus longues.

Correspondant à la zone ciliaire dorsale, on trouve :

1° Des fibres antérieures qui naissent sur le bord interne de la bande infraciliaire et se dirigent vers l'avant du corps en suivant la paroi du disque dorsal; elles sont assez courtes et très régulièrement alignées;

2° Des fibres postérieures insérées à la périphérie de la zone ciliaire; elles se réunissent par deux ou trois pour donner une fibre unique qui court vers l'arrière du corps (fig. 88). Il est intéressant de noter



FIG. 87.

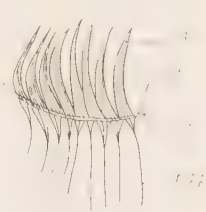


FIG. 88.

FIG. 87. — *Epidinium ecaudatum*. Coupe sagittale. — p. s. I et p. s. II, plaques squelettiques I (primitive) et II (carine); autres symboles comme pour la figure 85. (× 560.)

FIG. 88. — *Epidinium ecaudatum*. Détail d'une portion de zone dorsale. — b. i., ligne des baguettes infraciliaires; f. d. p., fibres rétrociliaires dorsales postérieures; p., pellicule; s., syncil. (× 880.)

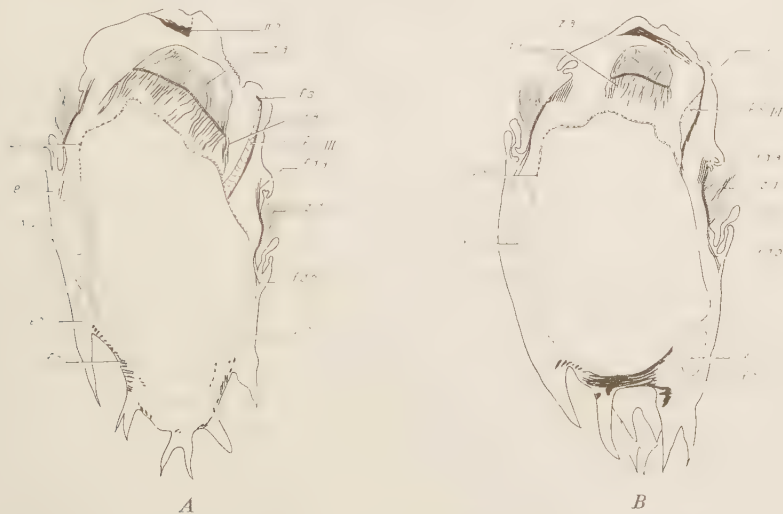


FIG. 89. — *Ophryoscolex caudatus*. — A et B, deux coupes parasagittales. ec., ectoplasme; en., endoplasme; f. a., fibres rétrociliaires adorales; f. c., fibres caudales; f. d. a. et f. d. p., fibres rétrociliaires dorsales antérieures et postérieures; f. s., fibres épisquelettiques; mo., pseudomotorium; p. s. III, plaque squelettique III ou parasternum; r. p. e., réseau péri-endoplasmique; v. c., vacuoles contractiles; z. a. et z. d., zones ciliaires adorales et dorsales. (× 480.)

que les filaments qui se groupent ainsi ne proviennent pas forcément de la base d'un même syncil. Lorsque les zones ciliaires sont rétractées, les fibres dorsales postérieures peuvent former une petite boucle, mais beaucoup moins accentuée que chez *Polyplastron*.

Ophryoscolex (fig. 89). Nous retrouvons ici une disposition des fibres très analogue à celle du cas précédent. Les fibres adorales sont relativement courtes et ténues ; elles semblent rares sinon absentes dans toute la région qui correspond au lobe œsophagien (segment n° 4 de la bande infraciliaire ; cf. p. 35). Les fibres dorsales antérieures sont rigoureusement parallèles et forment une bande striée caractéristique (fig. 26 A et 92). Les fibres dorsales postérieures se réunissent par groupes de 2, 3 ou 4, pour donner une fibre unique longue de 10 à 12 μ .

2° Microscopie électronique. — Les fibres rétrociliaires sont très faciles à repérer sur les photographies électroniques, et nous avons pu rapidement établir leur ultrastructure (NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 a).

Chacune est formée par un faisceau de fines fibrilles mesurant environ 160 Å de diamètre et possédant un cortex plus dense aux électrons que la zone médullaire. Il s'agit donc de tubules dont la coupe transversale se présente sous forme d'anneaux (Pl. XVI, fig. 2 et 3). Ces fibrilles élémentaires ne sont pas réparties au hasard mais alignées suivant des plans parallèles distants de 300 Å (d'axe en axe) ; sur chacun de ces plans, les fibres sont très régulièrement espacées (200 à 250 Å d'axe en axe).

Chaque fibre possède ainsi une structure feuilletée. Certaines de nos images semblent indiquer que les plans de fibrilles peuvent glisser, se déplacer les uns par rapport aux autres en tournant légèrement. La fibre pourrait donc subir une torsion.

Le nombre de fibrilles concourant à la formation d'une fibre rétrociliaire est très variable ; d'une dizaine pour l'extrémité distale de minces fibres adorales (Pl. XVI, fig. 2) à plus de cent pour les gros cordons dorsaux des *Diplodinium*.

Notons enfin que, sur les coupes transversales, la disposition des fibres présente une régularité étonnante (Pl. VIII, fig. 3, et Pl. IX, fig. 2).

3° Insertion. — Les fibres rétrociliaires partent toujours de la base des formations vibratiles, très exactement de la ligne sombre qui, sur les coupes colorées à l'hématoxyline, correspond à la bande infraciliaire. Lors de l'observation sur le vivant de certains *Diplodinium* au cytoplasme peu encombré de réserves, nous avons constaté que les fibres rétrociliaires semblent attachées aux baguettes de l'infraciliature.

La microscopie électronique a entièrement confirmé cette observation. Les faisceaux de tubules prennent généralement naissance à la partie inférieure des baguettes infraciliaires (Pl. III, fig. 3) ; c'est le cas de toutes les fibres ayant un diamètre relativement faible. Les gros cordons, tels ceux observés à la périphérie de la zone dorsale de *Polyplastron*, sont insérés sur le bord latéral des baguettes, très épaissies en cet endroit, puisque leur

hauteur est au moins multipliée par deux (Pl. XVI, fig. 1). Nous sommes convaincue que cette excroissance correspond à l'épaississement granuleux subterminal que montrent les imprégnations argentiques (cf. p. 573).

4° *Discussion.* — Les fibres rétrociliaires des *Ophryoscolecidae* ont été observées par plusieurs auteurs, mais les noms et les interprétations varient de l'un à l'autre. Pour les uns (SHARP, 1914 ; REES, 1931 ; KOFOID et MAC LENNAN, 1930), ce sont des racines ciliaires au rôle mal défini ; pour BRAUNE (1914), il s'agit de formations squelettiques (Innenstützen, Aussenstützen) servant d'appui aux zones vibratiles ; quant à DOGIEL (1926, 1927) et à BRETSCHNEIDER (1934), ils les considèrent comme des myonèmes assurant les mouvements de protraction et de rétraction des zones ciliaires.

Les affinités tinctoriales de ces fibres ne nous apportent aucune précision sur leur rôle possible. Chez les Protozoaires, l'hématoxyline comme la triple coloration de Mallory révèlent de nombreuses formations fibrillaires qui ne sont certainement pas toutes de même nature. La mise en évidence par le bleu de bromophénol mercurique indique simplement qu'il s'agit de protéines riches en groupement amino-acides.

D'ailleurs, bien qu'il existe chez les Ciliés des systèmes de fibres appartenant incontestablement à des catégories variées (myonèmes, morphonèmes, etc.), il est certain que celles-ci ne sont pas identifiables par des techniques spécifiques de coloration.

L'ultrastructure des fibres rétrociliaires permet-elle de mieux les comprendre ? C'est ce que nous allons essayer de préciser.

Il est certain que des fibres analogues existent chez beaucoup de Ciliés. Nous les avons personnellement observées chez *Cycloposthium bipalmatum* (Pl. XVI, fig. 4), *Blepharozoum trizonum* (Pl. XVI, fig. 5), *Isotricha prostoma* et *Dasytricha ruminantium* (ce sont les fibres dites « orales » et « anales »). Certaines fibres observées par FAURÉ-FRÉMIET, ROUILLER et GAUCHERY (1956 a) chez *Trichodinopsis paradoxa* (« myoïdes » de la frange locomotrice), par ROTH (1956, 1957) chez *Euplotes patella*, par RANDALL et FITTON-JACKSON (1958) chez *Stentor polymorphus*, appartiennent vraisemblablement au même type morphologique, mais ce n'est pas sûr puisque des coupes transversales n'en ont pas été données.

Faut-il donc supposer qu'il s'agit de racines ciliaires destinées à « ancrer » les formations vibratiles dans le cytoplasme ? C'est possible, mais il faut remarquer que chez d'autres Ciliés il existe des « racines ciliaires » possédant une ultrastructure différente ; chez *Isotricha* et *Haptophrya*, ce sont de courtes fibres apparemment homogènes, alors que chez *Colpidium* elles ont une structure périodique (WOHLFARTH-BOTTERMANN et PFEFFERKON, 1953). Nous constatons ici, comme dans le cas des fibres cinétodesmiennes dont nous avons discuté ailleurs (NOIROT-TIMOTHÉE, 1959 a), que des fibres de position ou d'origine analogue peuvent présenter des ultra-structures variées.

Certes, l'ultrastructure des fibres rétrociliaires évoque celle de quelques organites de Protozoaires connus pour être contractiles : l'axostyle de *Pyronympha* (GRASSÉ, 1956 *b*), les myonèmes ectoplasmiques de *Stentor* et de *Spirostomum* (1) (RANDALL, 1956, 1957 ; RANDALL et FITTON-JACKSON, 1958 ; FAURÉ-FRÉMIET et ROUILLER, 1958 *b*). FAURÉ-FRÉMIET, ROUILLER et GAUCHERY (1956 *b*) ont d'ailleurs reconnu que diverses formations myoïdes ectoplasmiques possédaient une structure feuilletée.

Mais des fibrilles tubulaires de 150 à 200 Å de diamètre concourent à la formation de bien d'autres organites qui ne sont probablement pas contractiles : l'appareil de fixation de *Pyronympha* (GRASSÉ, 1956 *b*), les axostyles de *Joenia* (GRASSÉ, observations inédites), *Devescovina* ou *Calonympha*, les fibres pharyngiennes de certains Gymnostomes et Hyménostomes (ROUILLER, FAURÉ-FRÉMIET et GAUCHERY, 1957), les fibres de la ventouse de *Metaradiophrya* (DE PUYTORAC, 1958). Rien que chez les *Ophryoscolecidae*, nous avons trouvé des fibrilles analogues au niveau de la cuticule (p. 580), de la limite ectoplasme-endoplasme (p. 592), de la paroi de l'œsophage (p. 600) et du cytostome (p. 601).

Est-ce la disposition de ces fibrilles les unes par rapport aux autres qui fait que l'ensemble est ou non contractile ? C'est possible, mais nous pensons plutôt que la ressemblance entre ces filaments n'est qu'apparente ; elle doit cacher des variations que nos moyens d'investigation ne nous permettent pas actuellement de reconnaître.

Si l'ultrastructure des fibres rétrociliaires ne nous apporte aucune certitude sur leur rôle possible, nous pouvons cependant essayer de nous en faire une idée en considérant leur disposition dans le cytoplasme et leur lieu d'insertion. Tout d'abord, nous ne pensons pas qu'il puisse s'agir d'un système neuromoteur, comme ROTH (1957) l'a supposé pour les fibres analogues des *Euplotes*. Les fibres rétrociliaires sont beaucoup trop indépendantes les unes des autres pour pouvoir assumer un rôle de transmission et de coordination.

Il est plus vraisemblable que ces fibres sont associées aux mouvements de protraction et de rétraction des zones ciliaires. Leur disposition, dans le cas des zones dorsales en particulier, est assez suggestive à cet égard. Mais y a-t-il vraiment contraction des fibres, comme l'ont pensé DOGIEL (1926, 1927) et BRETSCHNEIDER (1934) ? Dans ce cas, nous devrions observer des variations du diamètre des fibres (comme pour les myonèmes du *Stentor*, par exemple) ; il est possible, en effet, que les fibres dorsales postérieures soient plus grosses lorsque les zones ciliaires sont invaginées, mais, ce qui frappe surtout, c'est, dans le cas de *Polyplastron* en particulier, la boucle qui se forme alors (fig. 85, 94). Celle-ci suggère que les fibres se comportent comme des ressorts qui se détendent lors de la protraction des cils, et reviennent à leur position de repos lorsque cesse le « tonus ». Il y

(1) Qui ont la valeur de cinétodesmes.

aurait là effectivement contraction et détente, mais dans des conditions un peu particulières.

Étant donné le lieu d'insertion des fibres sur les baguettes infraciliaires et les positions prises par ces dernières suivant que les zones ciliaires sont ou non épanouies, cette hypothèse semble assez plausible. Cependant, le rôle des fibres rétrociliaires plus courtes n'apparaît pas aussi clairement. A notre avis, le doute subsiste sur la valeur fonctionnelle des fibres rétrociliaires.

B. Autres fibres sidérophiles.

Nous étudions dans ce paragraphe toutes les autres formations fibrillaires colorables par l'hématoxyline. Il s'agit certainement d'un ensemble très hétérogène.

1° *Anneau péri-œsophagien*. — On remarque assez souvent, sur les coupes des différentes espèces (fig. 23 A, 81 A, 85 A, 86), une fibre assez épaisse accolée à la paroi de l'œsophage qu'elle semble ceinturer plus ou moins totalement. Elle se situe à une distance d'environ 10 μ du lieu d'insertion des cils.

Comme l'imprégnation argentique met aussi en évidence un anneau péri-œsophagien, on peut se demander s'il s'agit du même élément ou s'il existe deux formations de nature et de rôle différents ; nous reviendrons plus loin (p. 653) sur cette question.

2° *Fibres épisquelettiques*. — Nous avons déjà signalé (p. 616) que les plaques squelettiques d'*Eudiplotidium medium* étaient enfermées dans une sorte de filet. Constitué par des fibrilles entrelacées formant des mailles le plus souvent de forme losangique, il est en continuité avec le réseau péri-endoplasmique.

Chez *Polyplastron multivesiculatum*, un réseau fibrillaire assez mal défini est visible sur la face externe des plaques squelettiques, au moins des deux principales, situées sur le côté droit.

Chez *Epidinium ecaudatum*, ces fibres acquièrent un développement important. Toujours exclusivement localisées le long de la face externe des plaques squelettiques, elles s'épaississent dans la région antérieure et donnent naissance à des cordons longitudinaux, assez épais et sensiblement équidistants. Vers l'avant, les fibres qui longeaient la primitive, d'une part, et le parasternum, d'autre part, se prolongent au-delà des plaques squelettiques, s'assemblent, puis confluent au-dessus de la zone adorale, dans la région du bouchon apical, formant un corps assez volumineux et vivement colorable (fig. 90, 91). Nous avons acquis la conviction qu'il s'agit là de la formation que SHARP (1914) a nommée *motorium*, voulant y voir le centre moteur de l'organisme (1).

(1) BRETSCHNEIDER a bien observé la naissance d'un épais cordon fibrillaire (*tractus chiastus major*) à partir des fibres épisquelettiques de la primitive, mais pas sa réunion avec les fibres du parasternum.

La disposition des fibres épisquelettiques est la même chez *Ophryoscolex caudatus* ; on y retrouve également la formation d'un *pseudo-motorium* (fig. 89). De fins filaments semblent parfois le rattacher aux fibres cuticulaires internes.

Les fibres longeant la face externe des plaques squelettiques appa-

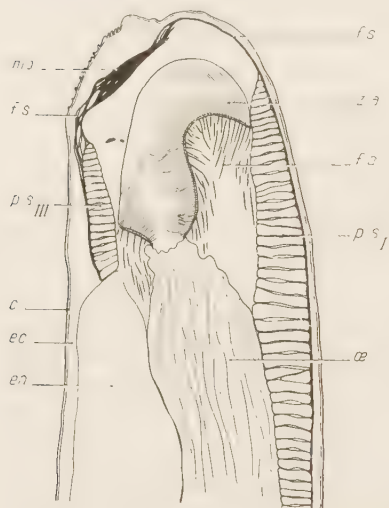
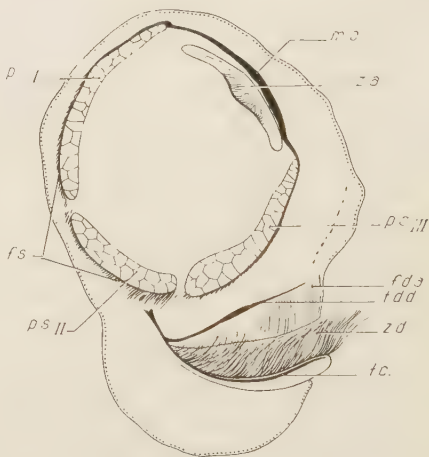


FIG. 90. — *Epidinium ecaudatum*. Coupe frontale montrant la réunion des fibres épisquelettiques en un pseudo-motorium. — c., cuticule; ec., ectoplasme; en., endoplasme; f. a., fibres rétrociliaires adorales; f. s., fibres épisquelettiques; mo., pseudo-motorium; œ., œsophage; p. s. I et p. s. III, plaques squelettiques I (primitive) et III (parasternum); z. a., zone ciliaire adorale. ($\times 880$.)

raissent bien sur les photographies électroniques. Ce sont de grosses fibres assez denses aux électrons. Nous avons pu constater leur continuité avec le pseudo-motorium. Celui-ci est formé par une masse de cordons fibreux

FIG. 91. — *Ophryoscolex caudatus*. Coupe un peu oblique de la partie antérieure. Le pseudo-motorium est formé par la réunion des fibres épisquelettiques des plaques I et III. — f. d. a., fibres rétrociliaires dorsales antérieures; f. s., fibres épisquelettiques; mo., pseudo-motorium; p. s. I, p. s. II, p. s. III, les trois plaques squelettiques; t. c., cordon circumciliaire; t. d. d., tractus du disque dorsal; z. a. et z. d., zones ciliaires adorale et dorsale. ($\times 640$.)



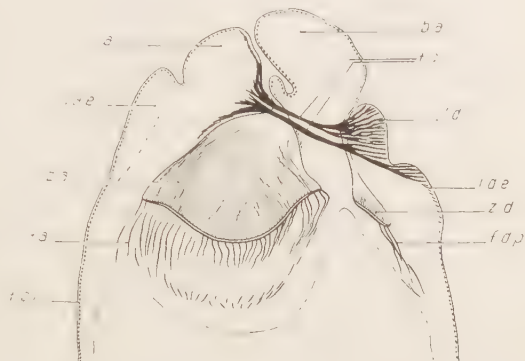
entrelacés (Pl. XVII, fig. 1 et 2) dont certaines zones apparaissent plus sombres.

L'ultrastructure de ces éléments est évidemment incapable de nous apporter des éclaircissements sur leur rôle. On peut supposer qu'il s'agit

de fibres squelettiques venant renforcer et compléter le rôle des plaques squelettiques. Ou bien ce pourraient être des filaments contractiles, le volume du pseudo-motorium semblant varier en fonction de l'état d'épanouissement des zones ciliaires.

3° **Cordons circumciliaires.** — *a.* OBSERVATIONS. — Les fibres cuticulaires internes subissent des modifications notables au niveau des lèvres circum-

FIG. 92. — *Polyplastron multivesiculatum*. Coupe parasagittale de l'extrémité antérieure (côté gauche), les zones ciliaires n'étant pas complètement rétractées. — *b.* *a.*, bouchon apical; *f. a.*, fibres rétrociliaires adorales; *f. c. i.*, fibres cuticulaires internes; *f. d. p.*, fibres rétrociliaires dorsales postérieures; *l. a. e.* et *l. a. i.*, lèvres adorales externe et interne; *l. d. e.* et *l. d. i.*, lèvres dorsales externe et interne; *t. c.*, cordons circumciliaires; *z. a.* et *z. d.*, zones ciliaires adorale et dorsale. (× 640.)



ciliaires. Chez *Eudiplodinium medium*, elles s'épaississent, se dédoublent et deviennent moins rigoureusement sinueuses et ordonnées. Les fibres ainsi modifiées courent à l'intérieur de chacune des lèvres circumciliaires. (fig. 39). Sur le côté droit du corps, il se produit une liaison entre les fibres des lèvres dorsales et celles des lèvres adorales, suivant des modalités

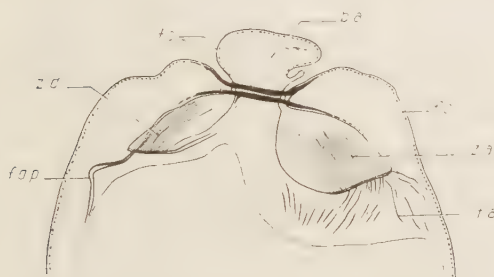


FIG. 93. — *Polyplastron multivesiculatum*. Autre coupe parasagittale de l'extrémité antérieure; les zones ciliaires sont complètement rétractées. Mêmes symboles que pour la figure 92. (× 640.)

difficiles à préciser. Nous avons pu, au contraire, les observer assez bien chez *Polyplastron multivesiculatum*.

Sur le côté gauche du corps, à la base du bouchon apical, les fibres de chaque repli circumciliaire se réunissent en un gros tractus. Celui que forment les fibres de la lèvre adorale interne vient fusionner avec celui de la lèvre dorsale interne; de même, celui de la lèvre adorale externe se réunit avec celui de la lèvre dorsale externe. Ces deux gros cordons fibreux sont bien visibles sur les coupes parasagittales tangentielles (fig. 92). Lorsque les zones ciliaires sont complètement rétractées, l'origine des gros

cordons est moins facile à préciser, mais ceux-ci se voient toujours aussi bien (fig. 93).

On n'observe rien de tel sur le côté droit du corps. Les fibres des replis

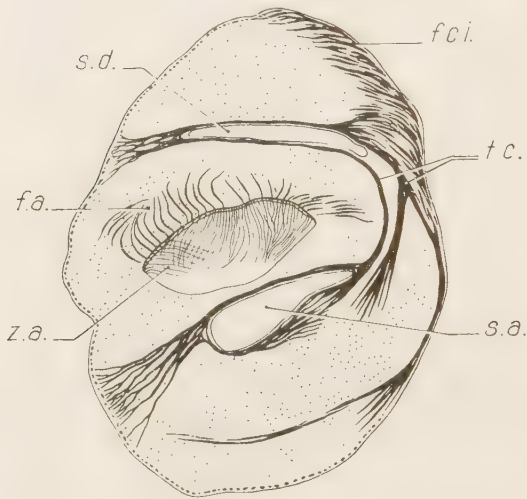


FIG. 94. — *Polyplastron multivesiculatum*. Coupe transversale très antérieure. — *f. a.*, fibres rétrociliaires adoraes ; *f. c. i.*, fibres cuticulaires internes ; *s. a.*, sillon adoral ; *s. d.*, sillon dorsal ; *t. c.*, cordons circumciliaires ; *z. a.*, zone adora. ($\times 960$.)

semblent disparaître progressivement. Sur certaines coupes transversales (fig. 94), on constate en effet qu'elles se réunissent directement aux fibres cuticulaires internes.

De gros cordons circumciliaires existent chez toutes les espèces de *Diplodinium*, et également chez *Epidinium* et *Ophryoscolex*. Les positions différentes des zones ciliaires adoraes et dorsales entraînent évidemment des modifications dans la disposition de ces cordons (fig. 91). Il apparaît en outre que certains d'entre eux sont en relation avec le pseudo-motorium, soit directement (fig. 96), soit par l'intermédiaire des fibres épisquelettiques. La figure 95 montre le raccord des fibres épisquelettiques avec le tractus circumciliaire de la lèvre adoraie externe, et la figure 96 celui de ces deux éléments avec le pseudo-motorium.

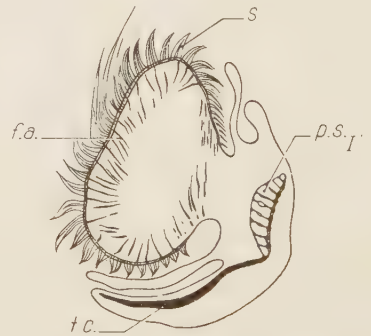


FIG. 95. — *Epidinium ecaudatum*. Coupe transversale de l'extrémité antérieure montrant la liaison entre les fibres épisquelettiques et le cordon circumciliaire adoral. — *f. a.*, fibres rétrociliaires adoraes ; *p. s. I.*, plaque squelettique primitive ; *s.*, syncil ; *t. c.*, cordon circumciliaire. ($\times 1\,400$.)

Nous avons pu, dans quelques cas, observer les fibres circumciliaires sur nos photographies électroniques. Elles ont indiscutablement leur origine au niveau des fibres circulaires internes de la cuticule et possèdent le même aspect fibreux compact ; il convient donc de les considérer comme des différenciations de cette couche du revêtement cytoplasmique.

b. DISCUSSION. — Les cordons circumciliaires ont été vus par certains de nos prédécesseurs, en particulier SHARP (1914) et BRETSCHNEIDER (1934). Le premier les a décrits sous les noms de « ventral motor strand », « adoral lip strand », « dorsal motor strand » et « dorsal lip strand », dont l'ensemble constitue, avec le motorium, les fibres operculaires et l'anneau péri-œsophagien, un complexe dit « neuromotor apparatus ». Pour BRETSCHNEIDER (1934), elles forment le « tractus chiaustus minor », système contractile antagoniste des fibres rétrociliaires dorsales postérieures (tractus postzonales).

Si SHARP a supposé que les fibres circumciliaires jouaient un rôle dans la coordination des mouvements ciliaires et dans la transmission des excitations, c'est parce qu'il lui a semblé voir un lien entre ces fibres et les racines ciliaires. Or ce lien n'existe pas. Les cordons des lèvres circumciliaires sont des différenciations des fibres cuticulaires internes, qui n'ont jamais aucun contact ni avec les blépharoplastes, ni avec leurs

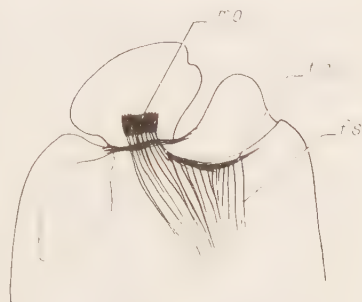


FIG. 96. — *Epidinium ecaudatum*.
Partie antérieure d'une coupe tangentielle au côté gauche. — *f.s.*, fibres épisquelettiques; *mo.*, pseudo-motorium; *t.c.*, cordon circumciliaire. ($\times 800$.)



FIG. 97. — *Eudiplodinium medium*.
Coupe transversale au niveau du rectum. — *ec.*, ectoplasme; *en.*, endoplasme; *f.c.i.*, fibres cuticulaires internes; *f.r.*, fibres rectales; *r.*, rectum; *r.p.e.*, réseau péri-endoplasmique. ($\times 800$.)

dérivés (baguettes infraciliaires, fibres rétrociliaires).

C'est ce que BRETSCHNEIDER a bien compris. Comme lui, nous pensons qu'il doit s'agir de myonèmes dont la contraction entraîne la fermeture des lèvres au-dessus des zones ciliaires rétractées. De plus en plus, il nous apparaît comme probable que les fibres cuticulaires internes et leurs dérivés sont des éléments contractiles.

4° Fibres rectales. — Autour du rectum, on note constamment la présence de fibres, plus ou moins grosses suivant les espèces, dont l'ensemble constitue une sorte de sphincter (fig. 52, 97, 98). Elles apparaissent comme des dérivés à la fois des fibres cuticulaires internes et du réseau fibrillaire péri-endoplasmique (cf. p. 588), ce qui implique d'ailleurs une certaine continuité, sinon une analogie entre ces deux catégories d'éléments.

Comme dans le cas des fibres cuticulaires internes et de leurs dérivés précédemment évoqués, les fibres rectales apparaissent comme des formations contractiles ou élastiques. En effet, il est fréquent que la paroi

du tube rectal forme des replis auxquels ne participent pas les fibres rectales; celles-ci doivent donc se distendre lorsque ces plis s'effacent, par exemple au moment du rejet de déchets de grande taille.

L'imprégnation argentique met également en évidence des fibres au niveau du rectum. Nous ne savons pas s'il s'agit ou non des mêmes éléments.

5° **Fibres caudales des *Ophryoscolex*.** — Dans la région distale des *Ophryoscolex*, l'hématoxyline colore encore toute une série de fibres.

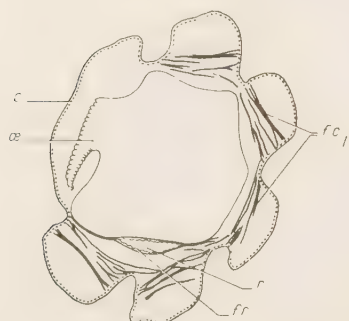


FIG. 98. — *Ophryoscolex caudatus*. Coupe transversale passant en dessous de la deuxième rangée de vacuoles contractiles. *c.*, cuticule ; *f. c.*₁, fibres caudales 1 ; *f. r.*, fibres rectales ; *r.*, rectum. (× 560.)

Nous avons déjà mentionné (p. 587 et fig. 31) qu'au niveau de la deuxième rangée de vacuoles contractiles le corps du Cilié se trouve divisé par des cannelures longitudinales en six secteurs. A mesure qu'on se rapproche du pôle postérieur, les cannelures s'accroissent et chaque secteur (sauf le I) donne naissance à un lobe qui se termine par deux, trois ou quatre épines puissantes. Juste avant que ne s'isolent ces appendices si caractéristiques, on trouve une première série de fibres transversales. Sur une coupe comme celle de la figure 98, leur disposition est bien visible. Chaque protubérance, presque semi-circulaire, est traversée à sa base par un faisceau de ces fibres (*f. c.* 1) qui semblent attachées au réseau cuticulaire interne.

En dessous de la première couronne d'épines, le corps aminci est ceinturé par une série de fibres (*f. c.* 2) qui ne disparaissent qu'au moment de la

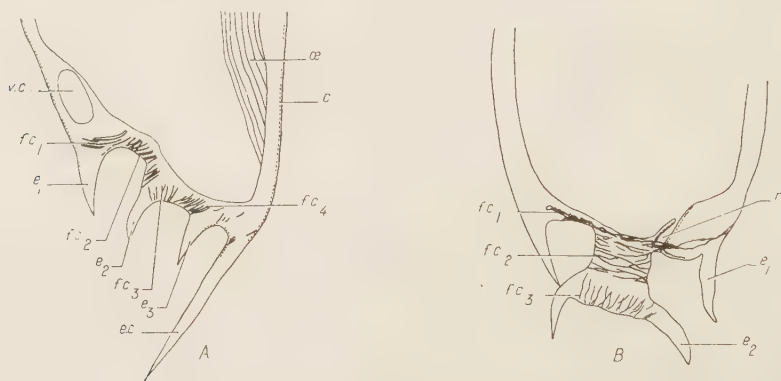


FIG. 99. — *Ophryoscolex caudatus*. — A et B, deux coupes parasagittales de l'extrémité postérieure. *c.*, cuticule ; *e*₁, *e*₂, *e*₃, première, deuxième et troisième couronnes d'épines ; *e. c.*, épine caudale ; *f. c.*₁, *f. c.*₂, *f. c.*₃ et *f. c.*₄, les quatre groupes de fibres caudales ; *ae.*, œsophage ; *r.*, rectum ; *v. c.*, vacuole contractile. (× 560.)

naissance de la deuxième couronne d'épines (fig. 99). On trouve alors des fibres longitudinales (*f. c.* 3), puis à nouveau des fibres transversales (*f. c.* 4) juste avant la troisième rangée d'épines. Quelques filaments sans orientation rigoureuse sont encore visibles à la base de la longue épine caudale.

Nos photographies électroniques montrent que ces fibres caudales sont, comme les fibres circumciliaires et les fibres rectales, des dérivés de la couche cuticulaire interne (Pl. XVII, fig. 3). Elles sont formées par de fins filaments formant une masse fibreuse compacte assez dense aux électrons.

On a souvent l'impression que ces faisceaux fibreux exercent une traction sur la cuticule, dont les éléments ont tendance à se décoller. Comme dans le cas précédent, on peut penser qu'il s'agit d'éléments contractiles ou élastiques.

C. *Fibres argyrophiles.*

L'imprégnation argentique par la technique de del Rio Hortega révèle l'existence, dans l'ectoplasme des *Ophryoscolecidae*, d'un réseau fibrillaire hautement organisé qui ne semble apparemment pas se confondre avec les formations sidérophiles décrites ci-dessus. Ce système fibrillaire a été décrit par FERNANDEZ-GALIANO d'abord chez *Ophryoscolex purkinjei* (1949), puis chez *Eudiplodinium maggii* (1955 *b*) ; entre temps, nous en avons fait l'étude chez *Epidinium ecaudatum* (TIMOTHÉE, 1952).

Étant donné la complexité de ce système fibrillaire argyrophile, les subtilités de son organisation, il serait trop long d'en donner une description détaillée pour toutes les espèces ; nous essaierons plutôt de dégager ses particularités essentielles en mettant l'accent sur son évolution à l'intérieur de la famille des *Ophryoscolecidae*.

1° *Microscopie optique.* — a. ÉTUDE D'UN EXEMPLE : *Eudiplodinium medium* (fig. 100 et 101). Les fibres imprégnées par l'argent sont localisées presque exclusivement dans la partie antérieure du corps, au-dessus du macronucleus. Elles se répartissent aisément en deux groupes correspondant l'un à la zone ciliaire adoral, l'autre à la zone ciliaire dorsale.

a. *Fibres de l'ensemble adoral.* — Elles comprennent un anneau péri-œsophagien et un arc ventral d'où se détachent vers l'avant des fibres dites péristomiennes.

L'anneau péri-œsophagien est constitué par une grosse fibre ou plus exactement un gros faisceau de fibrilles dont on observe parfois la dissociation. Cet anneau, en ovale aplati, est toujours légèrement incliné par rapport à l'axe antéro-postérieur du Cilié, son extrémité dorsale étant plus antérieure que son extrémité ventrale. Une nette discontinuité existe sur le côté gauche, près du macronucleus ; les deux extrémités de l'anneau, légèrement écartées l'une de l'autre, sont réunies par de nombreuses anastomoses formant une sorte de réseau.

De tout cet anneau se détachent des fibres nombreuses qui montent vers l'avant du corps, dessinant une sorte de corbeille autour de la zone ciliaire adoral. Ce sont les *fibres péristomiennes*. Près de leur extrémité distale, elles se divisent et donnent naissance à deux, trois ou quatre rameaux assez

courts, le plus souvent terminés par un épaississement en tête d'épingle. Sur le côté droit, une série de ramifications s'observent à mi-hauteur des fibres péristomiennes.

Outre les anastomoses qui surviennent assez fréquemment, ces fibres sont réunies entre elles près de leur base par une fibre transversale qui



FIG. 100. — *Eudiplodinium medium*. Système fibrillaire argyrophile. — A, côté droit ; B, côté gauche du même individu vu par transparence. a. d. a., arc dorsal antérieur ; a. d. p., arc dorsal postérieur ; a. p., anneau péri-œsophagien ; a. v., arc ventral ; f. p., fibres péristomiennes ; ma., macronucleus ; mi., micronucleus ; p. v., plexus ventral. ($\times 800$)

double presque entièrement l'anneau péri-œsophagien, sauf au niveau de la discontinuité du côté gauche. Dans la région ventrale, cette fibre s'épaissit considérablement et donne naissance à une série de nodules constituant le *plexus ventral* ; il s'en détache vers l'avant des fibres péristomiennes et, vers l'arrière, de nombreux filaments le réunissant à l'anneau péri-œsophagien.

Dans la région tout à fait ventrale du corps, sensiblement au même niveau que l'anneau péri-œsophagien, se trouve l'*arc ventral*. Constitué par un lacs de fibres plus ou moins épaisses, il envoie vers l'arrière quelques

filaments très courts et, vers l'avant, de belles fibres péristomiennes qui s'arborisent à leur extrémité en un grand nombre de ramifications.

L'arc ventral est relié aux nodules ventraux par quelques filaments assez ténus.

b. *Fibres de l'ensemble dorsal.* — Elles constituent deux arcs dorsaux, l'un antérieur, l'autre postérieur (1).

L'arc dorsal antérieur est composé par une série de grosses fibres longeant la paroi du disque dorsal et réunies entre elles dans leur partie moyenne, parfois de façon assez lâche, il est vrai. Elles gagnent le bouchon apical où elles donnent naissance à une multitude de fins rameaux terminés près de la cuticule par un épaississement en tête d'épingle, comme les fibres péristomiennes. Cette arborisation des fibres apicales est toujours très remarquable.

Les extrémités postérieures des fibres de l'arc dorsal antérieur se rapprochent de la région où se tient la bande infraciliaire dorsale; là, elles se réunissent, d'une part, entre elles et, d'autre part, avec l'arc dorsal postérieur.

L'arc dorsal postérieur est constitué par un gros cordon fibreux qui donne naissance, premièrement, à des fibres postérieures se dirigeant en oblique vers la paroi du corps et, deuxièmement, à des fibres antérieures assez semblables aux fibres péristomiennes, quoique moins longues; comme celles-ci, elles se ramifient dans leur partie distale et les rameaux qui en sont issus ont leurs extrémités légèrement épaissies. Elles donnent également naissance à des rameaux qui se replient vers l'arrière tout en étant plus périphériques.

Notons pour terminer que les fibres de l'ensemble adoral et celles de l'ensemble dorsal ne sont pas complètement isolées les unes des autres. Presque toujours, une ou plusieurs fibrilles se détachent de l'extrémité dorsale de l'anneau péri-œsophagien et vont se réunir aux éléments de l'arc dorsal antérieur. Comme, d'autre part, l'anneau péri-œsophagien est relié à l'arc ventral par l'intermédiaire du plexus ventral et qu'il y a des anastomoses entre les fibres des deux arcs dorsaux, on peut estimer qu'il n'existe pas de discontinuité à l'intérieur du système fibrillaire argyrophile d'*Eudiplotidium medium*. Tous ses éléments sont réunis les uns aux autres plus ou moins directement, aucun n'est isolé.

c. *Fibres rectales.* — L'essentiel des fibres argyrophiles est rassemblé

(1) En réalité, il serait plus exact de les nommer arc dorsal interne et arc dorsal externe, mais nous conservons les appellations d'antérieur et de postérieur afin de faciliter la comparaison avec les arcs homologues des *Epidinium* et des *Ophryoscolex*.

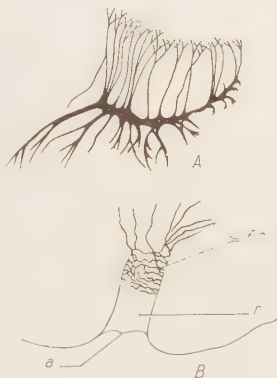


FIG. 101. — *Eudiplotidium medium*. Fibres argyrophiles. A, moitié droite d'un arc dorsal postérieur; B, région du rectum; a, anus; f. r., fibres rectales; r., rectum. (x 800.)

dans la partie antérieure du corps. Sur les exemplaires bien imprégnés, on note cependant la présence d'un fin lacis de fibrilles à la périphérie du rectum (fig. 101 B).

b. ÉTUDE COMPARATIVE CHEZ LES AUTRES ESPÈCES. — Dans tout le genre *Entodinium* (fig. 102), le système fibrillaire argyrophile se compose simplement d'un anneau péri-œsophagien et de fibres péristomiennes. Comme chez *Eudiplodinium medium*, l'anneau péri-œsophagien présente une discontinuité sur le côté gauche, mais ses extrémités sont toujours réunies l'une à l'autre par des anastomoses en réseau. Il s'en détache des

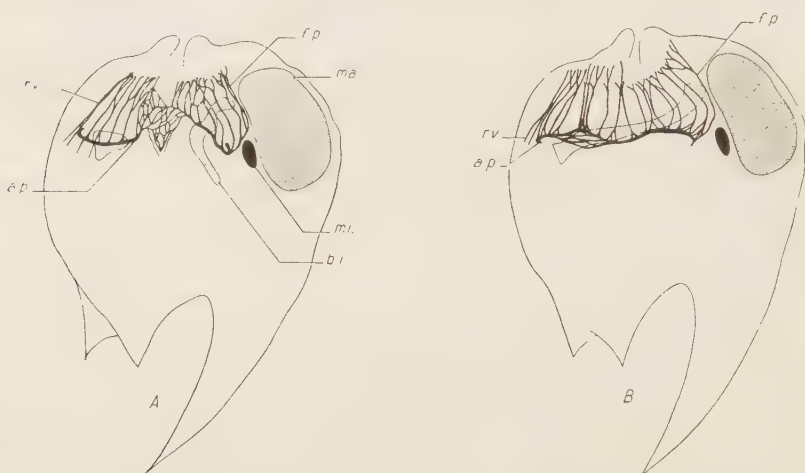


FIG. 102. — *Entodinium caudatum*. Système fibrillaire argyrophile. — A, côté gauche ; B, côté droit du même individu vu par transparence. *b. i.*, bande infraciliaire ; *r. v.*, rameaux ventraux ; autres symboles comme pour la figure 100. ($\times 950$.)

fibres péristomiennes parfois unies entre elles par des liens transversaux ou obliques, toujours plus ou moins ramifiées dans leur partie distale. Les fibres les plus ventrales donnent naissance à de courts rameaux antéro-postérieurs qui se terminent librement dans le cytoplasme, un peu en dessous de l'anneau péri-œsophagien ; ce sont les rameaux ventraux.

Diplodinium. Dans tout le genre *Diplodinium*, le système fibrillaire argyrophile comprend un anneau péri-œsophagien, des fibres péristomiennes, un arc dorsal antérieur et un arc dorsal postérieur. C'est surtout le développement et l'organisation des formations ventrales qui caractérisent les différentes espèces. On ne retrouve nulle part un arc ventral comme chez *Eudiplodinium medium*. Voici deux exemples.

Chez *Eudiplodinium maggii* (fig. 103), l'anneau péri-œsophagien et les fibres péristomiennes ont les mêmes caractéristiques générales que chez *Eudiplodinium medium*. Il existe également un plexus ventral, mais pas d'arc ventral. Du plexus ventral sont issues de longues fibres péristo-

miennes qui, dans leur partie distale, d'une part, s'arborisent et, d'autre part, donnent naissance à de longs rameaux ventraux se dirigeant vers l'arrière du corps. Des fibres de l'arc dorsal postérieur se détachent des rameaux dorsaux très analogues. La liaison entre l'anneau péri-œsophagien et l'arc dorsal antérieur est assurée par une fibre assez facile à observer sur le côté droit.

Polyplastron multivesiculatum (fig. 104) diffère assez peu d'*Eudioploclodinium*

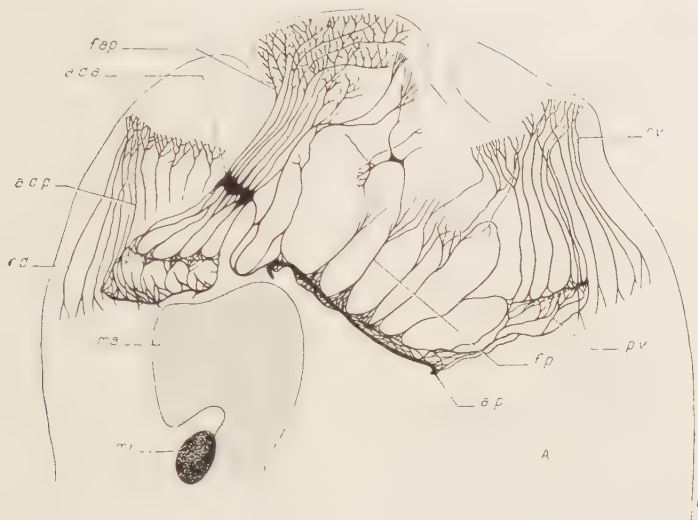


FIG. 103. — *Eudioploclodinium maggi*. Système fibrillaire argyrophile. — A, partie antérieure d'un individu vu par le côté droit ; B, anneau péri-œsophagien et fibres s'en détachant, vus par le côté gauche ; f. ap., fibres apicales ; r. d., rameaux dorsaux ; pour les autres symboles voir figure 100. (× 950.)

maggi. On peut noter cependant que la liaison entre l'arc dorsal antérieur et l'arc dorsal postérieur se fait moins nette.



Epidinium ecaudatum (fig. 105). — Les éléments fondamentaux du système argyrophile restent les mêmes : anneau péri-œsophagien, fibres péristomiennes, arc dorsal antérieur et arc dorsal postérieur, mais ils possèdent une organisation et une disposition quelque peu différentes. On trouve en outre de nouvelles formations : le motorium (1) et le tractus circumciliaire.

L'anneau péri-œsophagien est ici plus épais que dans les cas précédents,

(1) Ce terme a l'inconvénient de préjuger du rôle assumé par le système argyrophile, mais nous préférons adopter la nomenclature consacrée par l'usage.

surtout dans sa portion dorsale, et on ne remarque pas de discontinuité sur le côté gauche. Il s'en détache quelques courtes fibres œsophagiennes, et surtout le bel ensemble des *fibres péristomiennes*; l'une d'elles, issue de l'extrémité médio-dorsale de l'anneau, est particulièrement puissante (fibre I). Le plexus ventral est à peu près inexistant et l'on trouve seulement deux ou trois courts rameaux ventraux.

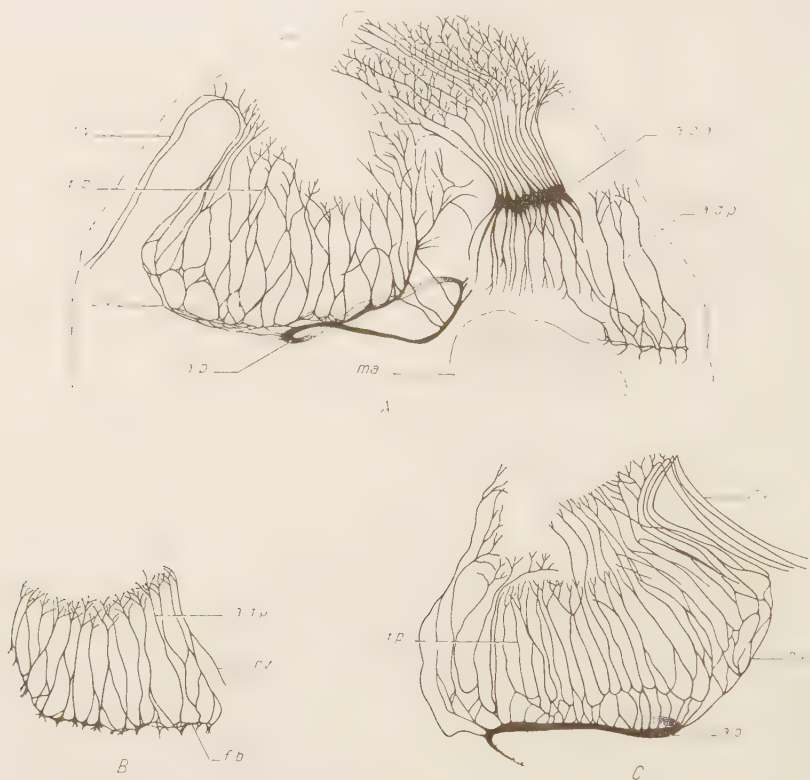


FIG. 104. — *Polyplastron multivesiculatum*. Système fibrillaire argyrophile. — A, partie antérieure d'un individu vu par le côté gauche; B, moitié gauche d'un arc dorsal postérieur; noter l'existence d'une fibre basale (f. b.); C, anneau péri-œsophagien et fibres s'en détachant, vus par le côté droit. Mêmes symboles que pour les figures précédentes. ($\times 800$.)

L'arc dorsal antérieur, beaucoup plus long que chez les *Diplodinium*, se compose d'une bande centrale compacte donnant naissance à des fibres antérieures et à des fibres postérieures. Les premières, assez épaisses, s'arborescent dans leur partie distale en de nombreuses ramifications qui se rapprochent de la surface et se terminent par un épaississement en tête d'épingle. Sur le côté droit du corps, elles sont relativement courtes, puis leur longueur s'accroît peu à peu. Une fois franchie la ligne médio-dorsale, elles donnent naissance à une série de fibres qui s'incurvent, puis se redressent, et vont se terminer dans la lèvre circumciliaire adoral. Leurs

extrémités s'y intercalent entre celles des fibres péristomiennes issues du côté droit de l'anneau péri-œsophagien et celles issues du côté gauche de ce même anneau.

Les fibres se détachant vers l'arrière de l'arc dorsal antérieur sont fines, courtes, serrées et parallèles les unes aux autres.

L'arc dorsal postérieur est à la fois plus périphérique que le précédent et, comme son nom l'indique, postérieur à lui. Il se compose d'une série de fibres ramifiées dans leur partie supérieure et divisées vers le bas en deux éléments; l'un s'insère sur la fibre basale, l'autre se prolonge un peu au-delà et se divise parfois à nouveau.

À droite de l'extrémité antérieure du macronucleus se trouve une masse assez volumineuse, le *motorium*; il semble composé par une série de fibres transversales, réunies en leur centre par des anastomoses serrées, et libres sur les bords latéraux. Vers la face ventrale, ces fibres se terminent librement dans le cytoplasme; vers la face dorsale, elles se réunissent à la fibre basale de l'arc dorsal antérieur et aux derniers rameaux de celui-ci.

Les deux arcs dorsaux ne sont plus unis l'un à l'autre, comme chez *Diplodinium*, par leurs parties basales, mais seulement par leurs extrémités ventrales, sur le côté droit, au-dessus du *motorium*. Sur le côté droit également, on observe généralement une liaison entre l'extrémité de l'arc dorsal antérieur et, soit l'anneau péri-œsophagien, soit la fibre I.

Le *tractus circumciliaire* apparaît comme une formation indépendante, non réunie aux précédentes. Il se compose d'une série de fibres prenant naissance sur le côté gauche, au-delà des arborisations des fibres antérieures du premier arc dorsal et passant au-dessus des fibres péristomiennes. Il se termine sur le côté droit, pas très loin de son point de départ, mais après avoir subi un amincissement progressif.

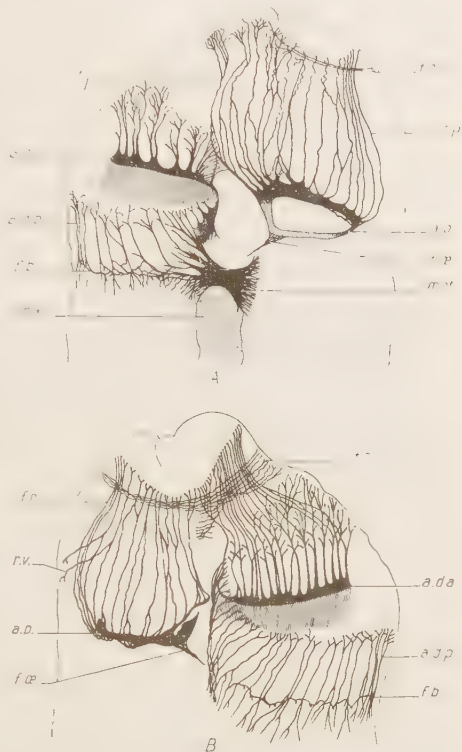


FIG. 105. — *Epidinium ecaudatum*. Système fibrillaire argyrophile. A, partie antérieure d'un Cilié vu par le côté droit; B, partie antérieure d'un Cilié vu par le côté gauche. a. d. a., arc dorsal antérieur; a. d. p., arc dorsal postérieur; a. p., anneau péri-œsophagien; f. I, fibre I; f. b., fibre basale; f. œ., fibres œsophagiennes; f. p., fibres péristomiennes; ma., macronucleus; mot., *motorium*; r. v., rameau ventral; t. c., tractus circumciliaire. (× 950.)

Comme chez les *Diplodinium*, il existe quelques fibres rectales, formant un réseau lâche et irrégulier.

Ophryoscolex (fig. 106). — Le système argyrophile est composé des mêmes éléments que chez *Epidinium*, mais le développement des arcs dorsaux est ici plus accentué.

L'anneau péri-œsophagien donne naissance à une série de fibres péri-stomiennes ramifiées dans leur partie distale (1). Pour les fibres les plus ven-

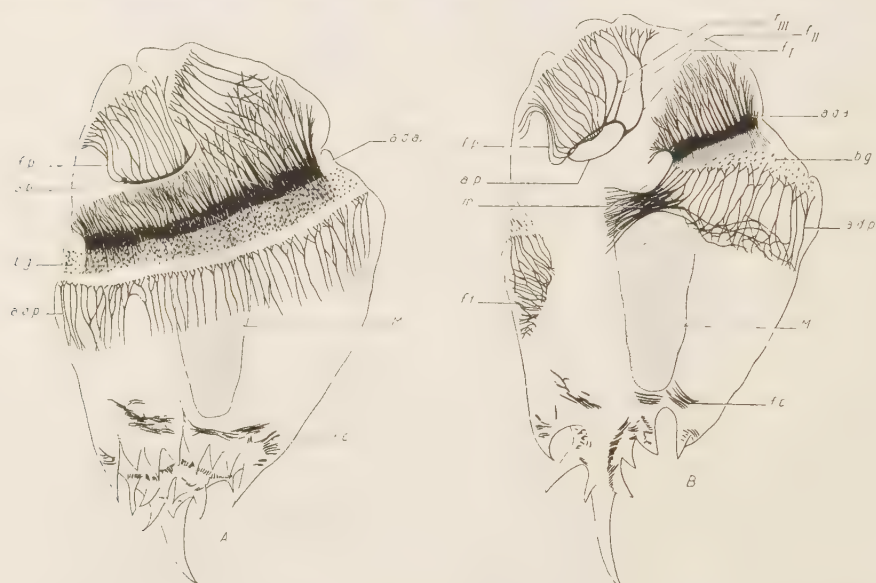


FIG. 106. — *Ophryoscolex caudatus*. Système fibrillaire argyrophile. A, Cilié vu par le côté gauche ; B, côté droit du même individu, vu par transparence. a. d. a., arc dorsal antérieur ; a. d. p., arc dorsal postérieur ; a. p., anneau péri-œsophagien ; b. g., bande de granules ; f. I, f. II, f. III, fibres I, II et III ; f. c., fibres caudales ; f. p., fibres péri-stomiennes ; f. t., fibres transversales ; M., macronucleus ; m., motorium. ($\times 480$.)

trales, certaines de ces ramifications sont recourbées vers l'arrière, mais moins nettement antéro-postérieures que les rameaux ventraux d'*Entodinium* ou d'*Epidinium*. Dans la région dorsale, on trouve trois grosses fibres (F I, F II, F III) donnant, elles aussi, à la fois des ramifications se dirigeant vers l'avant et d'autres recourbées vers l'arrière.

L'arc dorsal antérieur a très exactement la même structure que chez *Epidinium* ; toutefois, son axe paraît souvent moins compact. Il est en outre nettement plus long, puisque, comme la zone ciliaire dorsale, il entoure les quatre cinquièmes du corps. Ses fibres antérieures sont un peu plus courtes

(1) D'après FERNANDEZ-GALIANO (1949), certaines fibres péri-stomiennes du côté gauche proviendraient non pas de l'anneau péri-œsophagien mais d'un « plexus prézonal indépendant ». Cette formation existe effectivement, mais, comme le plexus œsophagien d'*Epidinium* (TIMOTHÉE, 1952), il semble relié à l'anneau péri-œsophagien, parfois de façon assez lâche, il est vrai.

près du bord ventral que près du bord dorsal. Dans cette région et sur le côté gauche, certaines ramifications sont, comme chez *Epidinium*, beaucoup plus longues et, après s'être incurvées, elles se redressent et viennent s'intercaler entre les extrémités des fibres I, II et III, d'une part, et celles des fibres péristomiennes issues du côté gauche de l'anneau péri-œsophagien, d'autre part. De l'extrémité droite antérieure de ce premier arc dorsal se détache une grosse fibre qui décrit une courbe et rejoint le motorium ; celui-ci a même position et même structure que chez *Epidinium*.

L'arc dorsal postérieur est formé par toute une série de fibres longitudinales plus ou moins parallèles. Leurs extrémités antérieures présentent toujours au moins deux rameaux, l'un dirigé vers l'extérieur, l'autre vers l'intérieur (fig. 107). Leurs extrémités postérieures sont aussi très souvent ramifiées. Les fibres de l'arc dorsal postérieur sont assez fréquemment unies les unes aux autres par des anastomoses, cependant celles-ci ne sont pas constantes. En tout cas, il n'y a pas de fibre basale.

Sur le côté droit, en dessous des fibres de l'arc dorsal postérieur, on trouve de nombreuses fibres transversales plus ou moins anastomosées entre elles et avec les précédentes ; celles de la région dorsale sont, en outre, réunies au motorium, et celles de la région ventrale à l'extrémité correspondante de l'arc dorsal antérieur.

Au-dessus des extrémités antérieures des fibres constituant l'arc dorsal postérieur, il existe une bande de granules ou, plus exactement, de courtes fibres orientées perpendiculairement à la surface du corps (fig. 107), et qui semblent joindre l'une à l'autre les deux parois de la lèvre circumciliaire dorsale (1).

Comme chez *Diplodinium* et *Epidinium*, l'arc dorsal antérieur et l'anneau péri-œsophagien semblent reliés l'un à l'autre par une courte fibre. Nous avons déjà noté que les deux arcs dorsaux sont réunis entre eux par leurs deux extrémités, soit directement, soit par l'intermédiaire du motorium. Mais les fibres de l'arc dorsal postérieur semblent, sur tout le côté gauche, plus ou moins indépendantes les unes des autres.

Enfin, dans la région postérieure du corps, on trouve, outre les fibres rectales, une série de fibres qui ceignent plus ou moins le corps au niveau des couronnes d'épines et qui semblent correspondre aux fibres sidérophiles caudales (p. 642).

(1) Ce qui exclut toute analogie avec la bande infraciliaire, analogie dont FERNANDEZ-GALIANO (1947) a envisagé la possibilité.

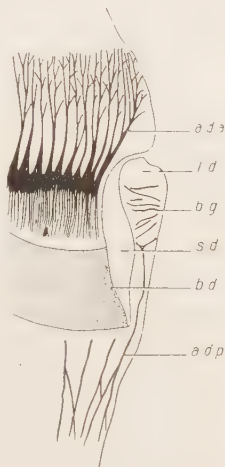


FIG. 107. — *Ophryoscolex caudatus*. Détail de la région dorsale d'un Cilié, montrant les rapports entre le système fibrillaire argyrophile et la bande infraciliaire dorsale. — a. d. a., arc dorsal antérieur ; a. d. p., arc dorsal postérieur ; b. d., bande infraciliaire dorsale ; b. g., bande de granules ; l. d., lèvre circumciliaire dorsale ; s. d., sillon dorsal hébergeant les cils de la zone dorsale (non figurés ici). (× 950.)

c. VUE D'ENSEMBLE. — De cet exposé, il résulte que le développement du système fibrillaire argyrophile est parallèle à celui des zones ciliaires dont il épouse plus ou moins le trajet.

A la zone adorale correspond, dans tous les cas, un anneau péri-œsophagien d'où partent des fibres péristomiennes. Celles-ci se terminent à l'intérieur de la lèvre circumciliaire (1) au niveau de la protubérance qui correspond au sommet de la lèvre adorale externe. Chez *Epidinium* et *Ophryoscolex*, certaines de ces fibres proviennent de l'arc dorsal antérieur.

Qu'il s'agisse de *Diplodinium*, d'*Epidinium* ou d'*Ophryoscolex*, il existe toujours deux arcs dorsaux. L'un est dit antérieur ; ses fibres courent sous la paroi du disque dorsal et viennent s'épanouir dans le bouchon apical (*Diplodinium*) ou la région interzonale (*Epidinium* et *Ophryoscolex*). Vers l'arrière, ces fibres arrivent au voisinage de la bande infraciliaire, mais sans l'atteindre (fig. 107).

Les fibres de l'arc dorsal postérieur se terminent à l'intérieur de la lèvre circumciliaire au niveau de la bosse marquant le sommet de la lèvre dorsale externe. Elles sont donc très exactement disposées comme les fibres péristomiennes à l'intérieur de la lèvre circumciliaire adorale. Ces deux catégories de fibres présentent d'ailleurs d'autres analogies, par exemple l'existence de ramifications antéro-postérieures (*Diplodinium*).

2° *Microscopie électronique*. — Nous avons eu beaucoup de mal à reconnaître sur nos photographies électroniques l'équivalent des formations argyrophiles. Il est vrai que la technique des frottis utilisée en microscopie optique permettait de saisir le système dans son ensemble, alors que, sur des coupes ultra-fines, la fragmentation des éléments les rend difficiles à repérer et à interpréter.

Bien des travées fibreuses sont visibles dans le cytoplasme au voisinage des zones adorales, mais il n'est pas toujours possible de les identifier avec certitude. Toutefois, certains éléments sont plus reconnaissables. Au voisinage de la zone dorsale, on observe parfois (Pl. XVII, fig. 4) un gros cordon formé par plusieurs faisceaux de fines fibrilles. Leur forme, leur position, leur ramification apparente nous incitent à penser qu'il pourrait s'agir de certains éléments de l'arc dorsal postérieur. Les fibres un peu analogues que l'on observe près des baguettes infraciliaires de certains *Diplodinium* (Pl. XVIII, fig. 1 et 2) correspondent peut-être à la partie postérieure des fibres de l'arc dorsal antérieur. Sur d'autres photographies, quelques grosses fibres situées au voisinage de l'œsophage peuvent être interprétées comme des portions d'un anneau péri-œsophagien (Pl. VIII, fig. 3, et Pl. IX, fig. 2). Celui-ci apparaît parfois (Pl. XVIII, fig. 3) sous forme de cordons fibreux séparés par des travées membranaires. Dans ce cas, la localisation de ces structures entre les plaques squelettiques (à gauche) et l'œsophage (à droite, mais invisible sur la

(1) La technique des frottis humides utilisés pour la mise en évidence des fibres argyrophiles ne permet pratiquement d'observer que des individus à zones ciliaires rétractées.

photographie) ne laisse subsister aucun doute sur leur valeur ; reste à savoir s'il s'agit de l'anneau péri-œsophagien argyrophile ou de celui que révèle l'hématoxyline, à moins qu'il ne s'agisse du même élément (voir plus bas).

Quoi qu'il en soit, ces données restent très fragmentaires et leur interprétation hypothétique. L'ultrastructure observée est peu caractéristique (cordons de fines fibrilles assez denses aux électrons) ; elle ne nous aidera nullement à préciser le rôle possible des formations argyrophiles.

3° *Discussion.* — a. FIBRES ARGYROPHILES ET FIBRES SIDÉROPHILES.

On est en droit de se demander si certains éléments mis en évidence par l'argent, d'une part, et par l'hématoxyline, d'autre part, ne sont pas les mêmes. La difficulté vient de ce que, dans un cas, les observations sont faites sur frottis ; dans l'autre, sur coupes (1).

Une chose est sûre ; les fibres argyrophiles ne se confondent certainement pas avec les fibres rétrociliaires. Dans le cas de la zone adorale, il n'y a aucune difficulté à le reconnaître, la disposition des unes et des autres étant très différente. Il en va de même pour les fibres dorsales des *Diplo-dinium*, mais, chez *Epidinium* et *Ophryoscolex*, la question se pose. On pourrait supposer que les fibres postérieures du premier arc dorsal correspondent aux fibres rétrociliaires antérieures. Ces deux catégories d'éléments ont sensiblement la même localisation et se présentent sous forme de petits filaments longitudinaux, courts et parallèles. Cependant, nous avons pu vérifier à plusieurs reprises, sur des individus dont le système argyrophile et les bandes infraciliaires étaient visibles simultanément, que jamais les fibres ne venaient s'insérer sur les baguettes infraciliaires ; elles se terminent à peu de distance, mais un léger intervalle subsiste toujours entre les deux (fig. 107). Quant aux fibres de l'arc dorsal postérieur, elles possèdent évidemment une certaine ressemblance avec les fibres rétrociliaires postérieures, mais leurs extrémités antérieures n'ont pas la même localisation (dans la lèvre circumciliaire pour les premières, à la base de la bande infraciliaire pour les secondes).

Le cas des autres fibres sidérophiles est plus délicat à trancher. Y a-t-il deux anneaux péri-œsophagiens, un sidérophile et un argyrophile, ou bien un seul ? Certes, la position de l'anneau semble à peu près la même dans les deux cas, mais ceci ne permet pas de conclure.

Dans quelques cas, en particulier sur des coupes d'*Ophryoscolex* colorées par l'hématoxyline, nous avons pu reconnaître en toute certitude des éléments du système argyrophile, en particulier le motorium et certaines fibres de la région interzonale (fig. 26). Dans ces conditions, nous pensons que l'hématoxyline est capable de colorer les formations argyrophiles, mais de manière peu intense. Si l'argent les met si bien en évidence, c'est parce qu'il doit y avoir un phénomène d'« engraissement », donnant aux

(1) La sidérophilie de la cuticule ne permet pas une bonne observation des fibres ectoplasmiques sur montage *in toto*.

fibres une épaisseur plus grande qu'elles n'ont réellement, d'où une observation plus aisée. On peut donc supposer qu'il n'existe qu'un seul anneau péri-céphagien.

Pour les mêmes raisons, nous pensons que le tractus circumciliaire argyrophile observé chez *Epidinium* correspond aux cordons sidérophiles du même nom (p. 639). Il en va sans doute de même pour les fibres rectales et les fibres caudales des *Ophryoscolex* (p. 642).

b. RAPPORTS DES FIBRES ARGYROPHILES AVEC LES AUTRES ORGANITES.

Les fibres argyrophiles ne semblent avoir aucun rapport avec les formations vibratiles. L'anneau péri-céphagien est toujours légèrement postérieur à la bande infraciliaire adorale et un peu plus périphérique (fig. 102). Nous avons déjà souligné que ni les fibres péristomiennes, ni celles des deux arcs dorsaux n'ont de rapport avec les blépharoplastes.

Nous avons vu précédemment (p. 640) que le cordon circumciliaire sidérophile d'*Epidinium ecaudatum* prend insertion sur une des plaques squelettiques. Si les fibres révélées par l'argent, d'une part, et par l'hématoxyline, d'autre part, sont bien les mêmes, le problème des rapports avec les plaques squelettiques se pose. Cependant, il s'agit là d'un cas propre au genre *Epidinium* ; dans les autres genres, où il existe également des fibres circumciliaires, celles-ci ne sont jamais imprégnées par l'argent. De même, les fibres épisquelettiques, dont le cordon circumciliaire apparaît comme le prolongement, ne sont pas argyrophiles.

On pourrait également se demander si les extrémités ventrales des fibres constituant le motorium d'*Ophryoscolex* ou d'*Epidinium* ne sont pas insérées sur les plaques squelettiques. Certes, elles en sont très voisines, mais nous pensons qu'il y a là une simple contiguïté. Il en va de même pour les fibres transversales observées à la base des éléments de l'arc dorsal postérieur, près de son extrémité ventrale.

Les extrémités des différentes fibres (péristomiennes, apicales, des deux arcs dorsaux) sont-elles insérées sur les fibres cuticulaires ? Seule la microscopie électronique aurait pu nous livrer la réponse. Actuellement, l'incertitude demeure.

c. RÔLE POSSIBLE DU SYSTÈME ARGYROPHILE. — Pour FERNANDEZ-GALIANO (1949, 1955 b), l'ensemble des fibres argyrophiles constitue un système neuromoteur (1), et nous avons nous-même adopté ce point de vue (TIMOTHÉE, 1952). Rappelons que ce terme a été introduit pour la première fois par SHARP (1914) à propos d'*Epidinium ecaudatum*. Par la suite, un système analogue a été décrit chez beaucoup de Ciliés. Les expériences de TAYLOR (1920) ont démontré que, chez *Euplotes*, certaines de ces fibres jouent très vraisemblablement un rôle de coordination entre les formations ciliaires.

(1) Les observations de l'auteur espagnol ne diffèrent des nôtres que par des points de détail sur lesquels nous ne jugeons pas nécessaire de nous attarder. Dans l'ensemble, ses résultats et les nôtres concordent parfaitement.

Mais les critères de l'appareil neuromoteur restent mal définis et ce nom recouvre certainement des formations très diverses. Dans le cas d'*Epidinium ecaudatum*, il nous est apparu que les fibres observées par SHARP ne pouvaient jouer un rôle de coordination ; à notre avis, il s'agit d'éléments contractiles ou élastiques (p. 641).

Les techniques utilisées pour mettre en évidence les différentes catégories de fibres ne nous apportent aucune indication, car elles ne possèdent pas de véritable spécificité, ou celle-ci n'est pas bien établie.

L'ultrastructure des fibres argyrophiles nous paraissant difficile à établir, nous avons cherché à observer des fibres analogues chez un autre organisme. FERNANDEZ-GALIANO (1947), ayant montré que la technique de del Rio Hortega révélait de nombreuses fibres chez les Opalines, c'est à ces Protistes que nous nous sommes adressée. Mais, si leur observation au microscope électronique nous a apporté bien des renseignements sur leur ultrastructure (NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 *d* et 1959 *a*), elle ne nous a rien appris sur leurs différenciations fibrillaires. Nous n'avons remarqué sur nos photographies que des travées fibreuses mal individualisées.

Faut-il en conclure que le système fibrillaire argyrophile est un artéfact ? Nous ne le pensons pas. L'organisation de ce système est trop stricte, trop rigoureuse, trop caractéristique des différents genres ou espèces, pour qu'on puisse supposer qu'il n'a pas d'existence réelle. Tout au plus s'agit-il d'un artéfact significatif, comparable, par exemple, à celui qui permet la mise en évidence des neurofibrilles par suite de l'agglutination des neuro-filaments (COUTEAUX, 1956) (1).

Les affinités tinctoriales comme l'ultrastructure, même si nous la connaissions, ne permettant pas de préciser le rôle des formations fibrillaires, il reste à envisager les autres éléments d'appréciation, en particulier la position et les rapports avec les autres organites. Tout d'abord, nous excluons le cas des fibres rectales, du tractus circumciliaire d'*Epidinium* et des fibres caudales d'*Ophryoscolex*. Leur absence de liaison avec les autres éléments du système argyrophile nous incite à penser qu'ils ne font sans doute pas partie du même système et jouent un rôle différent (cf. plus haut).

Trois hypothèses sont possibles : les fibres argyrophiles peuvent être contractiles, squelettiques ou conductrices.

A considérer les images fournies par les imprégnations argentiques, il est certain que l'on est tenté par l'idée d'un système neuromoteur dont le développement, parallèle à celui des zones ciliaires, donne à l'organisme un aspect céphalisé très singulier. La région antérieure serait spécialisée dans la perception des excitations du milieu extérieur. La disposition de l'anneau péri-œsophagien, des arcs dorsaux et des fibres qui s'en détachent, la liaison entre ces ensembles, les terminaisons en bouton des fibres (évoquant l'idée de « récepteurs sensoriels ») semblent autant d'arguments.

(1) La technique d'imprégnation argentique que nous avons utilisée permet la coloration des neurofibrilles. Ce n'est peut-être là qu'une coïncidence, mais il convient de la signaler.

Mais ce n'est là qu'une hypothèse. Le manque de liaison directe entre les fibres argyrophiles et les cils (1), ou leurs dérivés, constitue un obstacle sérieux. Peut-être avons-nous simplement affaire à un ensemble de tonofibrilles.

Il n'en reste pas moins que le système fibrillaire argyrophile des *Ophryoscolecidae* est un des éléments les plus originaux de leur organisation. L'hypothèse d'un système neuromoteur ne doit pas être abandonnée, mais elle appelle de nouvelles recherches.

(1) Dont le rôle sensitif est probable, nous n'en voulons pour preuve que la présence de cils au niveau de tous les récepteurs sensoriels, au moins à un stade de leur organogénèse.

CHAPITRE VII

CHONDRIOME, APPAREIL DE GOLGI, ERGASTOPLASME ET AUTRES INCLUSIONS CYTOPLASMIQUES

Chondriome, appareil de Golgi et ergastoplasmes sont des organites présents dans toutes les cellules, qu'elles soient d'origine animale ou végétale, à de très rares exceptions près. Après avoir étudié les aspects que revêtent ces organites chez les *Ophryoscolecidae*, nous passerons en revue les autres inclusions plus particulières qu'on peut y rencontrer.

A. Chondriome.

1° **Observations.** — Le chondriome des *Ophryoscolecidae* est constitué par des éléments très petits (0,2-0,3 μ) ayant une forme sensiblement sphérique ou légèrement bacillaire. Ces mitochondries se colorent électivement par toutes les techniques cytologiques classiques : hématoxyline de Regaud, fuchsine d'Altmann suivant le procédé original ou l'une de ses variantes, violet cristal de Benda.

Par contre, nous n'avons jamais pu les colorer vitalement par le vert janus B. Si l'on admet, avec LAZAROW et COOPERSTEIN (1953), que ce colorant est d'abord transformé en leuco-dérivé, puis réoxydé grâce à l'intervention des ferments mitochondriaux (cytochrome-oxydase en particulier), on peut se demander si les *Ophryoscolecidae* ne sont pas dépourvus de ces enzymes. Nous aurions là un cas analogue à celui des levures à déficience respiratoire (YOTSUYANAGI, 1955, 1959). Cependant, il n'est pas exclu que cette non-colorabilité soit due simplement au fait que la réaction demande environ vingt minutes pour s'accomplir ; or, après ce laps de temps, nos Ciliés ont généralement leurs zones ciliaires invaginées, et il est possible que les manipulations aient provoqué des altérations des structures et du métabolisme.

Les mitochondries sont très nombreuses et réparties aussi bien dans l'endoplasme que dans l'ectoplasme. Leur abondance est particulièrement grande dans certaines régions de l'ectoplasme, en particulier dans la zone située entre les bandes ciliaires et le sac endoplasmique. Ces observations, qui ont été faites principalement sur *Polyplastron multivesiculatum*, sont valables pour toutes les espèces étudiées. Nous n'avons jamais remarqué de différences qui puissent être considérées comme spécifiques.

Par rapport aux mitochondries des autres Ciliés, celles des *Ophryoscolecidae* se caractérisent en premier lieu par leurs faibles dimensions ; de plus, elles ne sont pas particulièrement abondantes dans le cytoplasme subcuticulaire, comme on l'observe fréquemment chez beaucoup d'espèces (Paramécies, Astomes, etc.) ; enfin, elles semblent particulièrement labiles ; leur fixation nous est toujours apparue comme très délicate et très inconsistante, quelles que soient les techniques employées et les précautions prises.

Cette labilité s'est trouvée confirmée par nos observations de microscopie électronique. Jamais nous n'avons pu photographier de « belles » mitochondries d'*Ophryoscolecidae*, même lorsque la fixation semblait de bonne qualité, alors que chez beaucoup de Ciliés l'ultrastructure de ces organites est aisément observable, même avec une fixation médiocre, nous l'avons constaté à plusieurs reprises chez *Paramecium* et *Haptophrya*. Cependant, sur nos photographies électroniques, les mitochondries des *Ophryoscolecidae* se distinguent sans doute possible des autres inclusions du cytoplasme. Ce sont de petites sphérules aux contours réguliers, mesurant de 200 à 300 m μ de diamètre environ ; dans les cas favorables, on peut observer leur paroi double et les tubules caractéristiques ; mais ceux-ci sont toujours peu nets car de faible densité aux électrons. La répartition des mitochondries est conforme à ce que montrait la microscopie optique.

2° Discussion. — Deux auteurs seulement ont fait mention du chondriome des *Ophryoscolecidae* : KRASCHENNINIKOW (1929) et MAC LENNAN (1933). Ce petit nombre d'observations est sans doute à mettre au compte de la fragilité des mitochondries et de leur ténuité. D'après KRASCHENNINIKOW, les mitochondries sont de forme bacillaire, mesurent de 2 à 3 μ de long et sont situées dans l'ectoplasme, principalement dans la zone périnucléaire. Pour MAC LENNAN, ce sont de tout petits granules (0,2 μ), très nombreux et distribués uniformément dans tout l'ectoplasme.

Nous avons maintes fois observé les corpuscules dont parle KRASCHENNINIKOW ; à notre avis, il s'agit non pas de mitochondries, mais de bactéries intracellulaires (fig. 108). En effet, ces éléments résistent à tous les fixateurs, en particulier à ceux qui contiennent de l'acide acétique ou de l'acide picrique, quel que soit leur temps d'action. D'autre part, ils ne sont pas toujours présents ; ils n'existent que dans certains échantillons et de préférence dans certaines espèces, *Polyplastron multivesiculatum* et *Ophryoscolex caudatus* en particulier. Nous les avons retrouvés sur certaines photographies électroniques, avec leur position périnucléaire caractéristique, et il s'agissait effectivement de bactéries.

Les granules observés par MAC LENNAN ont les mêmes dimensions et le même aspect que ceux que nous avons identifiés comme étant des mitochondries. Mais, contrairement à cet auteur, nous avons constaté qu'ils existent aussi bien dans l'ectoplasme que dans l'endoplasme, et que ceux de l'ectoplasme sont non pas uniformément répartis mais nettement plus abondants en certains lieux.

STRELKOW (1931) a décrit, chez les *Cycloposthiidæ* (*Cycloposthium*, *Tripalmaria*) et chez *Triadinium*, un chondriome très analogue à celui que nous avons vu chez les *Ophryoscolecidae* : petites mitochondries granuleuses de 0,1-0,2 μ , situées dans l'ectoplasme et dans l'endoplasme. Nos photographies électroniques de *Cycloposthium bipalmatum* montrent des mitochondries très semblables à celles des *Ophryoscolecidae*, petites et à ultra-structure peu caractéristique.

On peut donc supposer que ces particularités des mitochondries sont communes à tout l'ordre des Entodiniomorpha, qui apparaît, à cet égard, comme assez singulier. En effet, les autres Ciliés possèdent en général des



FIG. 108. — *Polyplastron multivesiculatum*. — A et B, deux coupes frontales sériées montrant de nombreuses bactéries périnucléaires. M., macronucleus ; m., micronucleus. (Bouin-Hémar, toxylène.) ($\times 700$.)

mitochondries d'assez grande taille dont l'organisation inframicroscopique est fort remarquable (cas de *Paramecium caudatum*, par exemple). Il en va de même pour la plupart des Protozoaires, sauf toutefois les Flagellés termiticoles. Leurs mitochondries sont le plus souvent malaisées à fixer, très petites et difficiles à distinguer des bactéries symbiotiques ; en électronique, elles n'offrent jamais d'images bien nettes, au point qu'on hésite fréquemment à les identifier avec certitude (GRASSÉ, 1956 *b* et observations inédites). Les photographies que nous avons obtenues des mitochondries de *Devescovina striata* ne diffèrent guère de celles des mitochondries des *Ophryoscolecidae* ou de *Cycloposthium bipalmatum*. Étant donné les analogies existant entre le mode de vie des Ciliés de la panse des Ruminants ou du cæcum des Équidés, d'une part, et des Flagellés de la panse rectale des Termites, d'autre part, on peut supposer qu'il existe une relation entre la physiologie de ces Protistes et la morphologie de leurs mitochondries. Toutefois, l'anaérobiose n'est sans doute pas seule en cause, car les Grégaires possèdent des mitochondries beaucoup plus typiques (GRASSÉ et THÉODORIDÈS, 1959) ; il en va de même pour les Opalines

(NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 *d* et 1959 *a*), mais celles-ci ne sont peut-être pas vraiment anaérobies (1).

B. Appareil de Golgi.

Peu d'organites cellulaires ont donné lieu à autant de controverses que l'appareil de Golgi et, bien que le microscope électronique ait apporté la preuve éclatante de sa réalité et de son indépendance à l'égard des autres constituants cellulaires, son ultrastructure est souvent mal comprise. En outre, dans le cas des Infusoires Ciliés, on met parfois encore son existence en doute, à moins qu'on ne le confonde avec d'autres éléments cytoplasmiques. C'est pourquoi il nous semble utile de commencer par un bref rappel historique qui permettra de mieux situer le problème.

1° **Rappel historique.** — C'est en 1898 que GOLGI reconnut pour la première fois, dans les cellules du cervelet et des ganglions spinaux de l'Effraie, l'existence de l'appareil réticulaire interne qui porte son nom.

D'abord uniquement observé dans les cellules nerveuses, il fut par la suite mis en évidence dans les spermatocytes de la Paludine par PERRONCITO (1910) ; cet auteur constata la fragmentation du réseau en un certain nombre d'éléments ou dictyosomes. Ceux-ci, en forme de croissant, de navette ou d'écaille, peuvent se reproduire ou fusionner pour reconstituer le réseau. HIRSCHLER (1918), grâce à l'emploi de techniques très fines d'imprégnation osmique, montra que l'une des caractéristiques essentielles des dictyosomes était leur dualité de substance ; tout dictyosome se compose d'une partie chromophile et d'une partie chromophobe, l'une accolée à l'autre, ou l'une entourant partiellement l'autre.

De nombreux travaux vinrent ultérieurement confirmer ces données essentielles, établissant en particulier que l'appareil de Golgi ne se confond ni avec le chondriome ni avec aucune autre différenciation cellulaire. Mais, en même temps, d'autres auteurs mirent en doute la réalité de l'appareil de Golgi, ou le confondirent avec d'autres constituants cellulaires tels le vacuome, le trophosponge, les mitochondries, les enclaves lipidiques. Il s'ensuivit de longues et interminables querelles, et, chacun restant sur ses positions, le problème ne se clarifia point avant l'avènement de la microscopie électronique.

L'utilisation de ce nouveau procédé d'observation a permis d'établir l'ultrastructure précise de l'appareil de Golgi, sa réalité en tant qu'organite cellulaire (2) et son existence dans la quasi-totalité des cellules. Tout dictyosome est formé par une pile de saccules aplatis, aux parois osmiophiles,

(1) Les observations de YOTSUYANAGI (1959) montrent que chez les levures à déficience respiratoire l'absence de certains ferments ne s'accompagne d'aucune modification décelable des ultrastructures.

(2) Seul PALADE (1956, 1958) tend à considérer l'appareil de Golgi non pas comme un organite autonome mais comme une différenciation locale du système lacunaire dont serait, d'après lui, creusée la cellule : l'« endoplasmic reticulum ».

très tassés les uns contre les autres ; leurs extrémités latérales se gonflent fréquemment, puis un étranglement isole ces petites vésicules qui tombent dans le cytoplasme (GRASSÉ, CARASSO et FAVARD, 1955, 1956). Quelques vacuoles plus grandes et au contenu clair se trouvent au voisinage des saccules et représentent la partie chromophobe des dictyosomes. Cette structure a été retrouvée dans toutes les cellules étudiées, avec seulement des variations de détail : les saccules peuvent être plus ou moins nombreux, plus ou moins serrés les uns contre les autres ; la vésiculation peut avoir plus ou moins d'importance, les vacuoles être très abondantes ou faire totalement défaut. Ces variations, jointes à une terminologie souvent inadéquate (doubles membranes, γ -cytomembranes...), expliquent les divergences entre les auteurs, les écoles, pourrions-nous dire ; mais l'examen attentif des documents montre que l'appareil de Golgi existe réellement dans la plupart des cellules et possède une ultrastructure constante et bien définie.

L'existence de l'appareil de Golgi n'était pas moins controversée chez les Protozoaires que chez les Métazoaires. Pourtant, dès 1914, HIRSCHLER avait reconnu des dictyosomes typiques chez une grégarine, *Monocystis ascidiæ*. Puis GRASSÉ (1926), DUBOSCQ et GRASSÉ (1933), montrèrent que l'appareil parabasal des Flagellés était l'équivalent de l'appareil de Golgi. Mais tous les Protistologues n'acceptèrent pas cette interprétation dont le microscope électronique a montré de façon éclatante le bien-fondé (GRASSÉ, 1956, 1957).

Chez les Ciliés, la plupart des auteurs niaient l'existence d'un appareil de Golgi ; d'autres, reprenant une idée de CAJAL (1904), cherchaient son équivalent dans le cortex de la vacuole pulsatile, en particulier NASSONOV (1924, 1925) et KRASCHENNINIKOW (1929). GATENBY, après avoir combattu cette interprétation (GATENBY et KING, 1925), s'en fit l'ardent défenseur (1929, 1938). Récemment (GATENBY, DALTON et FÉLIX, 1955), il a cru pouvoir en donner la démonstration ultrastructurale et, en dépit d'images peu probantes, son opinion est à nouveau reprise par divers auteurs (HOVASSE, 1956 ; OBERLING, 1959).

Pourtant quelques chercheurs avaient réussi à imprégner des petits corps en anneaux irréguliers, très semblables à des dictyosomes, par exemple chez *Balantidium elongatum* (VILLENEUVE-BRACHON, 1940). Mais ces données restaient des cas isolés, rarement cités et encore plus rarement pris en considération.

Ajoutons pour terminer que bien des interprétations erronées semblent avoir eu pour origine, d'une part, la méconnaissance des critères morphologiques de l'appareil de Golgi (cf. la mise au point de GRASSÉ et HOLLANDE, 1941), et, d'autre part, les techniques employées. L'imprégnation argentique, très souvent utilisée, ne permet pas, le plus souvent, de distinguer clairement la substance chromophile et la substance chromophobe ; or cette dualité de constitution est l'une des caractéristiques morphologiques les plus sûres.

2° **Observations.** — *a. MICROSCOPIE OPTIQUE.* — Nous avons pu observer l'appareil de Golgi des *Ophryoscolecidae* sur des coupes de Ciliés qui avaient préalablement été traités par la technique de Mann-Kopsch. L'imprégnation à froid par l'acide osmique nous a toujours donné des résultats plus satisfaisants que celle menée à l'étuve à 37°. Notre étude a été faite simultanément sur plusieurs espèces, plus particulièrement sur *Diplodinium dentatum* et *Polyplastron multivesiculatum*, mais, les résultats étant les mêmes dans tous les cas, nous parlerons des *Ophryoscolecidae* en général.

L'acide osmique imprègne électivement chez les *Ophryoscolecidae* des corpuscules constitués par un anneau incomplet ou un croissant irrégulier de substance chromophile entourant une substance chromophobe; chacun

mesure environ 1 μ . On les trouve *uniquement* dans l'endoplasme, où ils forment souvent des petits amas (fig. 109).

Mais s'agit-il réellement de dictyosomes? Certes, la dualité de substance est déjà favorable à cette hypothèse. Un autre argument est la sensibilité à l'égard des agents fixateurs : seuls les mélanges à base d'acide osmique et *sans* acide acétique les conservent. Enfin l'imprégnation par l'acide osmique est l'unique technique qui les mette en évidence.

D'autre part, si nous n'avions pas affaire à un appareil de Golgi, de quel autre constituant cellulaire pourrait-il être question ? 1° Les mitochondries peuvent être révélées par la technique d'imprégnation employée, mais nous



FIG. 109. — *Polyplastron multivesiculatum*. Portion de coupe à travers le cytoplasme. L'ectoplasme (à gauche) et l'endoplasme (à droite) renferment tous deux de petites mitochondries punctiformes; seul le second contient des dictyosomes (imprégnation osmique).

avons vu qu'elles sont plus petites (0,3 μ), punctiformes, possèdent une structure homogène et sont situées aussi bien dans l'ectoplasme que dans l'endoplasme, alors que nos corpuscules ne se trouvent que dans l'endoplasme. 2° Les petites vésicules à cortex osmiophile, dont nous avons parlé à propos des vacuoles pulsatiles (p. 606), sont le plus souvent sphériques, de taille variable et localisées uniquement dans l'ectoplasme. Nos corpuscules sont assez rarement sphériques et leur taille est toujours du même ordre de grandeur. De plus, la différence de réfringence est nette entre ces deux sortes d'inclusions, encore qu'il ne s'agisse là que d'une appréciation forcément subjective. 3° Les petites vacuoles colorables par le rouge neutre et que l'on peut considérer comme équivalent du vacuome (voir plus loin) sont elles aussi uniquement ectoplasmiques. 4° Le noir Sudan ne révèle jamais aucun lipide figuré pouvant être confondu avec ce qu'imprègne l'osmium.

Donc il semble raisonnable de conclure que les corpuscules osmiophiles observés dans l'endoplasme des *Ophryoscolecidae* sont des dictyosomes et que leur ensemble constitue l'appareil de Golgi de ces Ciliés.

b. MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE. — L'étude des ultrastructures est venue confirmer cette interprétation. En effet, dans l'endoplasme de tous les *Ophryoscolecidae*, nous avons trouvé des piles de saccules aplatis, au contenu clair, et limités par une membrane fortement osmophile de 70-80 Å environ (Pl. XV, fig. 1). Les extrémités des saccules sont généralement renflées, parfois séparées de la portion médiane par un étranglement plus ou moins prononcé. L'extrémité du saccule peut même constituer une vésicule complètement isolée. Dans d'autres cas, la totalité du saccule apparaît fragmentée en un chapelet de vésicules. Le nombre des saccules serrés les uns contre les autres est généralement assez faible, de l'ordre de 7 à 10; leur longueur est en moyenne de 400 à 500 m μ (1). Ces figures souvent rares, ou même absentes des coupes, s'y trouvent parfois en très grand nombre et groupées en certains points de l'endoplasme. *Jamais* nous n'en avons observé dans l'ectoplasme.

Il suffit de comparer ces images avec celles de dictyosomes typiques pour se convaincre qu'il s'agit bien, dans les deux cas, du même organite cellulaire. Évidemment, les dictyosomes des *Ophryoscolecidae* sont petits; surtout ils ne présentent pas de polarité bien nette et l'on n'observe pas, dans leur voisinage immédiat, les quelques vacuoles au contenu clair qui pourraient correspondre à la substance chromophile. Mais ce n'est pas là un véritable obstacle, car bien d'autres formations golgiennes se présentent ainsi (par exemple chez les Végétaux, comme l'a montré BUVAT, 1957 a, 1958).

La correspondance est facile à établir entre les observations de la microscopie classique et celles de la microscopie électronique. En effet, dans les deux cas, nous avons affaire à des « dictyosomes » de petite taille, situés uniquement dans l'endoplasme, parfois agglomérés en assez grand nombre. Nos interprétations se recoupent ainsi parfaitement, nous permettant d'arriver à une quasi-certitude sur l'existence, la localisation et la morphologie de l'appareil de Golgi de nos Infusoires.

3^e Discussion. — A notre connaissance, seuls deux auteurs ont fait mention d'un appareil de Golgi chez les *Ophryoscolecidae*. MAC LENNAN (1933), ayant imprégné par l'osmium des granules de 0,5 μ localisés dans l'ectoplasme et différents des vacuoles que colore le rouge neutre, a estimé qu'il pouvait s'agir d'un appareil de Golgi. Rappelons que ces inclusions osmophiles sont presque toujours agglomérées autour des vacuoles contractiles ou de leurs précurseurs (cf. p. 611). Nous avons déjà mentionné que nos propres observations ne nous permettaient pas de souscrire à l'interprétation de MAC LENNAN. Le cortex périvacuolaire renferme non pas des petites vacuoles à la paroi desquelles seraient accolés les dictyosomes, mais toute une série de granules et de vésicules. La taille variée de ces éléments de même que leur forme le plus souvent sphérique ne permettent guère de les assimiler à des corps de Golgi. Enfin, la différence de localisation entre ces

(1) On observe fréquemment des images moins typiques; les saccules, peu serrés les uns contre les autres, ne sont guère aplatis dans leur partie médiane (Pl. XV, fig. 2 et 3), mais il y a vésiculation de leurs extrémités.

formations et celles que nous avons personnellement observées, en microscopie optique comme en microscopie électronique, montre qu'il ne s'agit certainement pas du même élément cellulaire. Il en va de même pour les sphérules argyrophiles ($0,5 \mu$) dont FERNANDEZ-GALLIANO (1947) a noté la présence dans l'ectoplasme des *Ophryoscolex*.

Une seule chose nous gêne, c'est de ne pas connaître l'appareil de Golgi des autres Ciliés. En particulier, nous ne l'avons jamais trouvé chez les *Isotrichidæ* fixés et inclus avec les *Ophryoscolecidæ*, pas plus que chez *Paramecium caudatum*. Chez *Cycloposthium bipalmatum*, deux ou trois photographies nous ont livré l'image de tout petits saccules groupés par deux ou trois, qui représentent peut-être l'appareil de Golgi, mais cela est encore très douteux.

Cependant FAURÉ-FRÉMIET (1958) a observé des dictyosomes typiques chez *Ophrydium versatile*. Peut-être l'appareil de Golgi des autres Ciliés est-il particulièrement labile et difficile à fixer, ou bien fait-il défaut dans certaines espèces. Bien qu'à l'heure actuelle cet organite ait été reconnu dans beaucoup de cellules où il était jusqu'alors inconnu, par exemple dans les cellules végétales (BUVAT, 1957 a, 1958), il est des cas où une recherche soigneuse n'a pas permis de le découvrir. Citons, par exemple, celui du Flagellé termiticole *Pyrronympha flagellata* (GRASSÉ, 1956 b); et pourtant les Flagellés sont de tous les Protistes ceux qui possèdent l'appareil de Golgi le plus développé et le plus remarquable. Ne sachant rien de bien précis sur la fonction de cet organite, si ce n'est qu'il est généralement associé aux processus sécrétoires, il est difficile de rattacher son absence à une particularité physiologique précise.

Nous voudrions souligner à nouveau l'indépendance absolue constatée entre les éléments osmiophiles périvacuolaires et les corps de Golgi. La localisation des premiers dans l'ectoplasme et des seconds dans l'endoplasme ne permet pas de les confondre. Nous n'avons évidemment pas reconnu en toute certitude l'équivalent ultrastructural du cortex osmiophile périvacuolaire des *Ophryoscolecidæ* et, d'autre part, nous ne connaissons pas l'appareil de Golgi des Paramécies, chez lesquelles le spongiome apparaît en toute netteté. Mais FAURÉ-FRÉMIET (1958), FAURÉ-FRÉMIET et ROUILLE (1959) ont reconnu ces deux éléments structuraux chez le même Cilié, *Ophrydium versatile*, sans qu'il soit possible d'élever la moindre contestation sur leur non-identité.

Les « doubles membranes » observées par GATENBY, DALTON et FÉLIX (1955) au voisinage de la vacuole de *Vorticella* et de *Paramecium* n'appartiennent certainement pas à des saccules golgiens, mais à des tubules du spongiome. On remarquera que l'expression « double membrane » est aussi inadéquate dans un cas que dans l'autre et que c'est à son emploi qu'est due cette regrettable confusion.

Quant aux piles de vésicules observées par RUDZINSKA (1958) dans le cytoplasme de *Tokophrya infusionum*, et particulièrement au voisinage de la vacuole pulsatile, nous ne pouvons penser qu'il s'agit de dictyosomes. Ces vésicules n'ont vraiment que de très lointaines ressemblances avec les

saccules de l'appareil de Golgi : elles sont toujours très courtes, jamais aplaties dans leur portion médiane, et il n'y a aucune indication de vésiculation des extrémités.

C. *Ergastoplasme.*

1° *Rappel historique.* — Découvert par GARNIER en 1897, l'ergastoplasme a été presque totalement ignoré des cytologistes pendant toute la première moitié du ^{xx}e siècle, jusqu'à ce que le microscope électronique l'ait remis en honneur. Histologiquement, il s'agit de formations fibrillaires ou lamellaires fortement basophiles que l'on rencontre en abondance dans les cellules glandulaires, plus généralement dans les cellules ayant une grande activité élaboratrice (de protéines le plus souvent). C'est par l'étude de l'ultrastructure de ces cellules que la réalité de l'ergastoplasme en tant qu'organite cellulaire autonome a pu être établie. Les premières observations furent faites en Amérique par DALTON, KAHLER, STRIEBICH et LLOYD (1950), et simultanément en France par BERNHARD, GAUTIER et OBERLING (1951), BERNHARD, HAGUENAU, GAUTIER et OBERLING (1952). C'est à ces derniers auteurs que l'on doit d'avoir fait le rapprochement entre les structures observées et l'ergastoplasme de GARNIER. Depuis, de nombreux travaux ont été consacrés à ce constituant cellulaire, sur lesquels HAGUENAU (1958) a publié récemment une bonne mise au point. Morphologiquement, il s'agit de lamelles appariées, souvent de saccules aux contours irréguliers et aplatis ; les membranes, plus minces que celles des saccules golgiens, ont leur face externe saupoudrée de particules denses (150 Å environ), dits « grains de Palade ». Bien que ce ne soit pas encore parfaitement démontré, il semble que ces grains soient, au moins en majeure partie, composés de ribonucléoprotéines. Ce qui est sûr, c'est que l'acide ribonucléique est toujours très abondant au niveau de l'ergastoplasme ; c'est là qu'il entre en jeu pour participer aux activités d'élaboration protéique de la cellule.

D'autre part, il semble établi que les microsomes de CLAUDE (1943) correspondent à une forme de dégradation morphologique de l'ergastoplasme, dégradation provoquée par les techniques d'isolement et d'ultracentrifugation. Si les microsomes n'existent pas en tant qu'inclusions cytoplasmiques, il n'en reste pas moins que les observations faites sur leur composition chimique et leur physiologie peuvent être considérées comme s'appliquant à l'ergastoplasme. Les membranes seraient de nature lipido-protéique, ce qui s'accorde fort bien avec leur densité aux électrons ; à leur niveau, ou dans l'espace qu'elles délimitent, siégerait un important arsenal diastasique (BRACHET, 1957).

L'ultrastructure de l'ergastoplasme n'est guère mise en question, mais la terminologie varie. SjöSTRAND et ses élèves parlent d' α -cytomembranes ; PALADE, et avec lui la plupart des Américains, considère l'ergastoplasme comme une modification locale du « reticulum endoplasmique », la variété

« rough surfaces », par opposition à la variété « smooth surfaces ». Le terme d'ergastoplasme nous semble plus approprié, car il établit le lien entre les données histologiques et histochimiques classiques, d'une part, et celles de la microscopie électronique, d'autre part. Mais parler d'ergastoplasme, lorsque seul existe le composant membranaire, comme le font certains, ne nous semble pas justifié, même si des arguments non négligeables peuvent être avancés en faveur de cette interprétation. En méconnaissant la véritable définition morphologique d'un organite, on s'expose à commettre de graves erreurs d'interprétation qui ne faciliteront pas les progrès de la biologie cellulaire.

Le microscope électronique nous a fait connaître l'existence d'un ergastoplasme typique dans beaucoup de cellules où il était ignoré jusqu'alors, en général parce que ses éléments, au lieu d'être empilés comme dans les cellules glandulaires, sont soit isolés, soit groupés en petit nombre.

Enfin il existe des cellules à cytoplasme fortement basophile où l'on ne peut distinguer de formations ergastoplasmiques, mais seulement des grains de Palade « libres » dans le hyaloplasme fondamental.

2° Observations. — L'usage des techniques cytologiques classiques ne nous avait jamais laissé soupçonner l'existence d'un ergastoplasme chez les *Ophryoscolecidae*. Nous avons seulement noté fréquemment la forte basophilie du cytoplasme, basophilie qui rendait alors très délicate la différenciation des coupes colorées à l'hématoxyline ferrique en vue d'étudier, par exemple, les systèmes fibrillaires.

Sur nos photographies électroniques, nous avons reconnu fréquemment des lamelles d'ergastoplasme, toujours de petite taille, mais bien identifiables grâce aux grains de Palade dont sont saupoudrées extérieurement leurs membranes limitantes. Ces lamelles ne sont que rarement éparses dans la masse cytoplasmique; le plus souvent, on les rencontre en quelques points bien précis :

- a. Le long des éléments prismatiques constituant les plaques squelettiques ;
- b. Autour des grains de réserve polysaccharidique (Pl. XV, fig. 4) ;
- c. A la limite entre l'ectoplasme et l'endoplasme (cf. p. 592 et Pl. VI, fig. 2) ;
- d. Sous la cuticule (Pl. XII, fig. 1) ;
- e. En amas plus ou moins importants au voisinage des vacuoles pulsatiles (cf. p. 613 et Pl. XIII, fig. 1) ;
- f. Enfin dans la portion d'ectoplasme située immédiatement en dessous des zones ciliaires (1). Dans ce dernier cas, ils sont généralement mélangés à des grains de Palade libres.

(1) Ceci est à rapprocher de la faible coloration observée au même endroit avec le test de CHÈVREMONT et FRÉDÉRICQ et celui de GOMORI pour les groupements -SH. Ceux-ci sont, en effet, fréquemment décelables au niveau des ergastoplasmes typiques (GABE, 1958 ; ZAGURY, communication personnelle).

3^e **Discussion.** — Ces localisations de l'ergastoplasme sont un peu inattendues. En effet, dans beaucoup de cellules, c'est dans la région périnucléaire qu'on le trouve, ce qui s'accorde d'ailleurs parfaitement avec les observations de CASPERSON sur l'abondance de l'acide ribonucléique dans cette zone. Ce cas est celui de maint Protiste ; citons, par exemple, la Grégarine *Stylocephalus pauliani* (GRASSÉ et THÉODORIDÈS, 1959), le Cilié Astome *Metaradiophrya gigas* (DE PUYTORAC, 1958), le Flagellé *Trichonympha* sp. (GRIMSTONE, 1959). Chez les Ciliés du genre *Dasytricha* (Pl. XIX, fig. 3), les lamelles d'ergastoplasme forment une enveloppe continue assez épaisse autour de l'appareil nucléaire (micro- et macronucleus) ; il en va de même chez *Blepharozoum trizonum* du cæcum du cheval, mais l'enveloppe est alors moins épaisse.

Chez d'autres Protozoaires, les lamelles d'ergastoplasme forment des grains basophiles répartis dans tout le cytoplasme, par exemple chez *Opalina ranarum* (NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 *d* et 1959 *a*) et *Paramecium caudatum* (SCHNEIDER, 1959).

Dans d'autres cas encore, les lamelles sont isolées (*Cryptobia heliciis* (PYNE, 1959). Chez *Oxymonas* sp., petit Flagellé de la panse rectale de *Cryptotermes brevis*, elles sont péri-axostylaires.

Il est intéressant de noter que nous avons retrouvé l'ergastoplasme chez *Cycloposthium bipalmatum* exactement aux mêmes endroits que chez les *Ophryoscolecidae* avec, de plus, quelques autres localisations assez curieuses, le long des sphincters des caudalia et du péristome, et accolés à des travées fibreuses qui dessinent des arabesques autour de la zone ciliaire adorale.

Pourquoi l'ergastoplasme s'accroche-t-il à ces cordons fibreux ou se dispose-t-il à la limite entre l'ectoplasme et l'endoplasme ? Nous n'en savons rien. Peut-être s'agit-il tout simplement d'un phénomène mécanique, les filets se trouvant arrêtés par des obstacles qu'ils ne peuvent franchir.

Nous avons déjà envisagé la signification possible de l'ergastoplasme périvacuolaire (p. 613). C'est vraisemblablement à sa présence qu'est due l'osmiophilie de cette région du cytoplasme, mais son rôle exact demeure inconnu.

Le cas de l'ergastoplasme rencontré au voisinage des inclusions polysaccharidiques mérite réflexion. Au premier abord, il semble étrange, habitué que l'on est à associer ergastoplasme à synthèse protéique. Mais, à la réflexion, c'est seul l'acide ribonucléique qui entre alors en jeu, donc vraisemblablement le composant particulaire (grains de Palade). Au niveau du composant membranaire, il existe des enzymes qui interviennent certainement dans d'autres types de synthèse (BRACHET, 1957). PALAY (1958) a montré que, dans les cellules intestinales, l'ergastoplasme participe à la sécrétion du mucus. STOLL, MARAUD et SPARFEL (1959) ont établi que les polysaccharides de la thyroïde d'embryon de Poulet sont élaborées dans les α -cytomembranes, c'est-à-dire l'ergastoplasme. D'après CARASSO (1960), l'ergastoplasme intervient lors de l'élaboration du glycogène dans les cellules visuelles (paraboloïde).

Il n'en reste pas moins vrai que, dans le cas de nos Ciliés, on peut supposer que les lamelles d'ergastoplasme entourant les grains d'amylopectine participent ou bien à l'élaboration de ce polysaccharide, ou bien à celle du cytoplasme qui prendra sa place ultérieurement. Une étude expérimentale, difficile à conduire dans ce cas précis, permettrait seule de résoudre le problème. A moins que l'ergastoplasme ne soit impliqué dans les deux types de synthèse, celle de l'amylopectine par son composant membranaire et celle des protéines par son composant particulaire.

D. Autres inclusions du cytoplasme.

1° **Vacuome.** — Le rouge neutre colore un grand nombre de petites granulations de $0,5\ \mu$ de diamètre situées dans tout l'ectoplasme et particulièrement nombreuses dans le bouchon apical, les lèvres circumciliaires, le lobe ventral postérieur et aussi, surtout chez *Polyplastron multivesiculatum*, dans la région des plaques squelettiques. Des granulations analogues peuvent être observées simultanément chez les *Isotricha* et *Dasytricha*. Le bleu brillant de crésyl donne les mêmes images que le rouge neutre.

Nos résultats sont là en parfait accord avec ceux de MAC LENNAN (1933). D'après cet auteur, l'ensemble de ces granulations représente le vacuome. On sait que ce terme a été choisi par P.-A. DANGEARD (1919) pour désigner l'ensemble des vacuoles de la cellule végétale, puis appliqué à la cellule animale par PARAT (1928). Chez les Protistes, il existe très fréquemment des petites vacuoles colorables par le rouge neutre (JOYET-LAVERGNE, 1926 ; HALL, 1931 ; etc.) qu'on réunit généralement sous le nom de vacuome. Mais ceci n'implique nullement que l'on accepte la thèse de PARAT sur l'identité du vacuome et de l'appareil de Golgi, ou de HIRSCH (1939), qui fait dériver le premier du second. C'est simplement un terme commode qui masque notre ignorance sur la signification de ces petites vacuoles (1). Chez les *Ophryoscolecidae*, il est certain qu'elles n'ont aucun rapport avec les vacuoles pulsatiles qui ne se colorent jamais par le rouge neutre, si ce n'est dans des conditions pathologiques. D'autre part, MAC LENNAN a montré par une étude extrêmement minutieuse qu'elles ne se confondaient nullement avec les granulations osmiophiles périvacuolaires.

Sur les photographies électroniques, on voit souvent dans l'ectoplasme des petites vésicules claires, dont le diamètre varie de 300 à 600 m μ , et qui pourraient fort bien correspondre aux granulations colorables par le rouge neutre. Certains aspects suggèrent que ces vésicules peuvent confluer.

2° **Vacuoles alimentaires.** — Le rouge neutre ne colore jamais, chez les *Ophryoscolecidae*, de vacuoles alimentaires analogues à celles que l'on met en évidence chez beaucoup de Ciliés, par exemple les Paramécies ;

(1) Pour BUVAT (1957 b), le vacuome de la cellule végétale a une origine ergastoplasmique, mais, d'après BRACHET (1957), les vacuoles colorables par le rouge neutre pourraient correspondre aux lysosomes de DE DUVE (1957).

il ne colore pas davantage les ingestats, comme cela s'observe chez les Flagellés du genre *Trichonympha* (Grassé, 1952). Sur les coupes histologiques, les aliments ingérés ne sont pas rassemblés à l'intérieur de grosses vacuoles, mais dispersés dans le sac endoplasmique et englobés dans de petites vacuoles qui épousent le contour de chaque particule alimentaire. Le microscope électronique confirme ces observations : autour des ingestats, l'endoplasme est limité par une mince membrane qui n'existe pas autour du bois ingéré par les Flagellés de Termite, mais qui est bien différente de la membrane plus épaisse limitant les vacuoles alimentaires de *Paramecium caudatum*.

3° **Reticulum endoplasmique.** — Le cytoplasme de nos Ciliés renferme encore de nombreuses enclaves difficiles à classer. Parmi celles-ci, certains espaces clairs, de petite taille, limités par une membrane, de forme circulaire, ovale ou bacillaire, évoquent les « smooth surfaces » du reticulum endoplasmique de Palade, dont la signification est inconnue.

E. Conclusion.

Ainsi les *Ophryoscolecidae* se présentent comme des cellules complètes, possédant tous les organites essentiels : ergastoplasme, mitochondries, appareil de Golgi. Comme caractères particuliers, il faut noter, d'une part, la petite taille de ces inclusions, d'autre part, leur répartition à l'intérieur de l'organisme.

Les premiers observateurs avaient beaucoup insisté sur la différence de structure entre l'ectoplasme et l'endoplasme. Mais, en somme, il semble bien que, ce qui diffère, c'est la nature des inclusions qui s'y trouvent. Même si nous laissons de côté l'appareil nucléaire, les plaques squelettiques, les fibres et les vacuoles pulsatiles, nous voyons que l'endoplasme contient seul l'appareil de Golgi et les vacuoles alimentaires. Les mitochondries se trouvent aussi bien dans l'ectoplasme que dans l'endoplasme, de même les granulations polysaccharidiques, mais elles n'ont jamais la même taille dans les deux couches du cytoplasme. Enfin l'ectoplasme renferme seul les éléments du vacuome.

CHAPITRE VIII

APPAREIL NUCLÉAIRE

La dualité qualitative de l'appareil des Ciliés est une règle qui ne souffre que de rares exceptions. A cet égard, les *Ophryoscolecidae* sont des plus classiques : ils possèdent un macronucleus volumineux et un micronucleus unique, petit et ovoïde. A part les observations de DOGIEL (1925 *b*) sur les phénomènes de la conjugaison, la littérature ne livre pratiquement aucun renseignement sur les noyaux des *Ophryoscolecidae*. C'est que, d'une part, le macronucleus semble très banal et que, d'autre part, le micronucleus, vu sa petite taille et sa faible teneur en matériel chromatique, n'attire guère l'attention de l'observateur.

Sauf dans quelques cas très particuliers (GRASSÉ, 1959), les techniques de la microscopie électronique ne fournissent des noyaux que des images décevantes, si bien qu'on ne peut attribuer au chromosome une ultrastructure organisée comparable à celle des organites cytoplasmiques. Il n'est donc pas possible, dans ces conditions, d'envisager l'étude et l'explication ultrastructurale du macronucleus ou de son ébauche chez les ex-conjugants.

Cependant, après avoir étudié les différenciations du cytoplasme, il nous semble indispensable de rapporter les observations que nous avons pu faire sur le noyau, même si celles-ci n'apportent que peu de faits nouveaux.

A. Durant l'interphase.

1° **Le macronucleus.** — Sauf chez quelques *Entodinium* où il peut avoir une forme globuleuse, le macronucleus des *Ophryoscolecidae* est toujours allongé et présente une section transversale circulaire ou légèrement ovale. Sa forme étant caractéristique de l'espèce, sa description relève de la systématique ; on en trouvera quelques exemples sur les figures 2, 5, 6, 7 et 8.

Par convention, rappelons-le, on désigne comme dorsale la région du corps des *Entodinium* qui renferme le macronucleus ; celui-ci n'est jamais médio-dorsal, mais toujours un peu à droite du plan sagittal. Contrairement à ce qu'avance LUBINSKY (1957), nous considérons que cette orientation est valable pour toute la famille (cf. p. 681) : le macronucleus se trouve constamment dans la moitié dorsale du côté droit (fig. 110).

Limité par une fine membrane, il renferme une très grande quantité de granules d'acide désoxyribonucléique, vivement colorables en rouge violacé par le Feulgen, en vert par le mélange vert de méthyle-pyronine ; parmi eux se trouve un petit nombre de granules légèrement plus gros, ayant la valeur de nucléoles : non colorés par le Feulgen, ils sont pyroninophiles : l'hématoxyline ferrique les révèle parfaitement (fig. 35 à 50).

Sur les photographies électroniques, on retrouve ces deux catégories d'inclusions : les unes, très nombreuses, assez denses, de taille variable et aux contours irréguliers, qui correspondent aux grains d'acide désoxyribonucléique (« A. D. N. microsomes » des auteurs) ; les autres, plus rares, plus volumineuses et légèrement plus claires, qui représentent les nucléoles. Les unes comme les autres montrent une structure granuleuse mais non

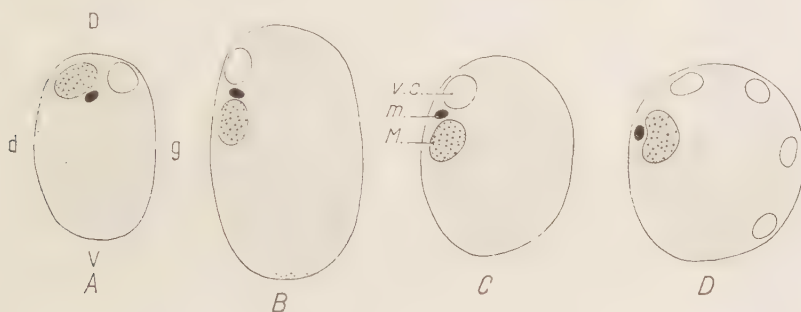


FIG. 110. — Schémas de coupes transversales indiquant la position du macronucleus (*M.*), du micronucleus (*m.*) et des vacuoles contractiles (*v. c.*) chez les différents genres d'Ophryoscolecidae. — *A*, *Entodinium*; *B*, *Diplodinium*; *C*, *Epidinium*; *D*, *Ophryoscolex*. *d*, côté droit; *v*, côté gauche; *D*, face dorsale; *V*, face ventrale.

définie. Nous n'avons pas vu, au niveau des grains d'A. D. N., une structure en nid d'abeille analogue à celle décrite par RUDZINSKA (1956) pour *Tokophrya*. Les nucléoles ont une teinte claire inusitée (par comparaison avec ceux d'*Opalina ranarum*, par exemple) ; aucune trace de *nucleolonema*, ou autre différenciation, n'y est visible. Le tout est plongé dans un suc nucléaire amorphe et entouré par une membrane assez épaisse, peut-être double.

2° Le micronucleus. — Parfois sphérique, le plus souvent ovoïde, le micronucleus est toujours voisin du macronucleus ; il est fréquemment logé dans une anfractuosit  de sa surface. Sa position exacte par rapport au macronucleus varie suivant les esp ces (fig. 2, 5, 6, 7 et 8), mais, pour un genre donn , il se trouve toujours face au m me m ridien macronucl aire. En parcourant la s rie *Entodinium*, *Diplodinium*, *Epidinium*, *Ophryoscolex*, on voit le micronucleus se d placer par rapport au macronucleus en tournant dans le sens anthoraire. Il se trouve le long du bord ventral du macronucleus et un peu   gauche chez *Entodinium*, dans une d pression du bord dorsal chez *Diplodinium*, du bord droit chez *Ophryo-*

scolex; sa position chez *Epidinium* est intermédiaire entre celle qu'il occupe chez *Diplodinium* et chez *Ophryoscolex* (fig. 110).

Sa membrane est épaisse et fortement sidérophile. Le matériel chromatique n'est pas régulièrement réparti mais condensé en un volumineux nucléosome (1) de forme ovoïde, baignant dans un suc nucléaire sans affinités tinctoriales (fig. 23, 26, 54, 59, 85, 112 A). Ceci ne semble pas un artéfact, car tous les fixateurs donnent le même résultat. Le nucléosome est entièrement sidérophile, mais il est formé en réalité de deux substances; en effet, le Feulgen-vert lumière colore en rose la partie centrale et en vert les deux calottes polaires; avec la technique de Brachet, la partie centrale apparaît en vert pâle pas très franc et les calottes en rose. Donc l'acide désoxyribonucléique est présent uniquement dans la partie centrale et il semble mélangé à de l'acide ribonucléique; celui-ci est seul présent dans les calottes polaires du nucléosome. Cette répartition des acides nucléiques peut sembler curieuse; mais ce n'est sans doute pas un cas unique car, chez *Dasytricha*, mise à part la membrane nucléaire qui est mince, le micronucleus présente la même organisation.

Le microscope électronique ne nous a livré du micronucleus que des photographies médiocres. Cependant, nous avons pu reconnaître qu'en réalité la membrane nucléaire est mince et doublée intérieurement par une couche de matériel gris et homogène dont l'épaisseur atteint 0,2 μ (Pl. XIX, fig. 1). Sa densité aux électrons rappelle celle des nucléoles du macronucleus, ce qui s'accorde avec ses affinités tinctoriales (hématoxyline ferrique; vert lumière avec le Feulgen-vert lumière; pyronine avec le mélange de Unna); on peut donc supposer qu'il s'agit de ribonucléoprotéines. Sous ce cortex, on trouve un suc nucléaire très clair contenant une masse plus sombre qui correspond au nucléosome. Celui-ci peut apparaître homogène ou formé de deux substances, l'une « fondamentale » grise (de densité analogue aux nucléoles et au cortex sub-membranaire), l'autre plus sombre et formant des sortes de rubans. Il est tentant de supposer que ces derniers correspondent à des chromosomes, mais il serait prématuré de l'affirmer.

Des aspects assez analogues ont été observés pour le micronucleus de *Cycloposthium bipalmatum* (Pl. XIX, fig. 2) et *Dasytricha ruminantium* (Pl. XIX, fig. 3), mais, dans ce dernier cas, il n'existe pas de zone corticale particulière.

B. Au cours de la division.

1° **Le macronucleus.** — Au début de la division, lors de l'apparition des ébauches ciliaires, aucun changement n'affecte le macronucleus. Certes, il y a accroissement de volume, donc augmentation du nombre des granules

(1) Nous employons ce mot uniquement pour faciliter la description et sans vouloir lui attribuer aucune valeur explicative.

désoxyribonucléiques et ribonucléiques, mais suivant un processus morphologiquement invisible. A mesure que les phénomènes de la division progressent, le macronucleus s'allonge et s'étire. Avant qu'il ne se coupe en deux, son matériel chromatique change brusquement d'aspect, de granuleux qu'il était, il devient filamenteux. De direction générale antéro-postérieure, les filaments vivement colorables par l'hématoxyline ou la réaction de Feulgen se groupent par paquets, eux-mêmes assemblés à la manière des éléments d'une tresse (fig. 111). Puis la scission intervient entre les deux moitiés et très vite chaque macronucleus reprend l'aspect granuleux caractéristique. Ces phénomènes se déroulent très rapidement, et nous n'avons jamais pu saisir d'intermédiaires entre l'aspect punctiforme et l'aspect filamenteux. Nous n'avons obtenu aucune image électronique de la division du macronucleus.

2° **Le micronucleus.** — La mitose du micronucleus s'effectue sans disparition de la membrane nucléaire et sans centrosome. A la prophase (fig. 112 *B*), on voit apparaître dans le nucléosome de fins filaments chromosomiques ; ils se colorent en rose pâle sur fond vert avec le Feulgen-vert lumière, en vert sur fond rose avec le vert de méthyle-pyronine. Puis les fins filaments évoluent en bâtonnets qui viennent se placer sur le plan équatorial du micronucleus (fig. 112 *C*) ; il n'y a plus de distinction apparente entre le suc nucléaire et la masse fondamentale du nucléosome ; les chromosomes se détachent sur un fond très légèrement et uniformément coloré en rose par l'éosine (hématoxyline-éosine), en vert par le vert lumière (Feulgen-vert lumière), en rose par la pyronine (mélange de Unna) ; c'est la métaphase. On admet généralement (DEVIDÉ et GEITLER, 1947 ; DEVIDÉ, 1951) que les bâtonnets de la plaque équatoriale correspondent à des chromosomes composés. Nous n'avons jamais observé leur division ; comme chez les autres Ciliés, elle doit être transversale.

A l'anaphase (fig. 112 *D*), les deux stocks de chromosomes s'éloignent l'un de l'autre, glissant le long de fines fibres fusoriales peu visibles. Puis le micronucleus, déjà allongé, s'étire considérablement (fig. 112 *E*), si bien que les deux extrémités contenant le matériel chromatique peuvent être distantes de plus de 20 μ et encore reliées par une desmose membranaire. Une fois isolés, les deux noyaux fils conservent parfois longtemps une forme en larme (fig. 23 *C*), mais leur contenu reprend vite l'aspect interphasique.



FIG. 111. — Coupe longitudinale d'un macronucleus d'*Ophryoscolex*, peu avant l'achèvement de la division. Le matériel chromatique forme des filaments qui se groupent et s'enchevêtrent à la manière des éléments d'une tresse. ($\times 1300$.)

Si notre interprétation est exacte, ce mode de division assurerait non seulement la répartition du matériel A. D. N. positif, mais également celle des ribonucléoprotéines (masse fondamentale et cortex sub-membranaire).



FIG. 112. — Différents aspects de micronucléi. — A, interphase ; B, prophase ; C, métaphase ; D, anaphase ; E, télophase. ($\times 1\ 650$.)

C. Lors de la conjugaison.

Le processus de la conjugaison chez les *Ophryoscolecidae* a été minutieusement décrit par DOGIEL (1925 *b*). Nous n'avons personnellement observé le phénomène que chez les Ciliés d'une Antilope africaine (*Addax nasomaculatus*) et encore le nombre des couples était-il très faible. Par contre, nous avons pu étudier quelques divisions préгамiques et surtout de nombreux ex-conjugants.

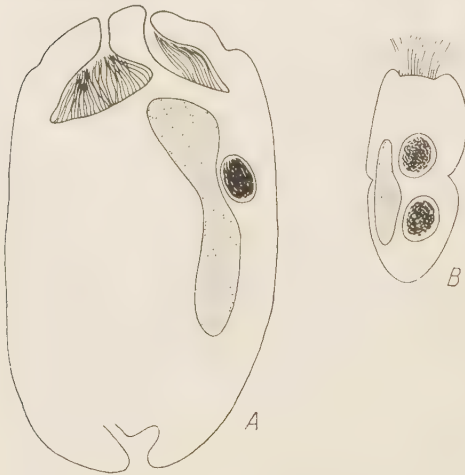


FIG. 113. — Divisions préгамiques. — A, *Eudiplodinium neglectum* avec un micronucleus en métaphase ; B, *Entodinium* sp., en fin de télophase. Noter le volume considérablement accru des micronucléi. ($\times 800$.)

Les individus qui se conjuguent ne sont pas quelconques ; ils ont subi auparavant une division particulière dite *préгамique*. Celle-ci se distingue des divisions ordinaires par la taille considérablement accrue du micronucleus, qui donne naissance à deux micronucléi également volumineux (fig. 113) ; ils apparaissent comme deux grosses vésicules claires, la masse de matériel chromatique n'ayant pas changé et

se trouvant fort dispersée. Cet aspect doit évidemment être rapproché de celui que présentent tous les noyaux lors de la méiose, bien que celle-ci n'ait jamais pu être observée. Simultanément, le macronucleus devient

moins colorable par la réaction de Feulgen ; il y a diminution du nombre des granules A. D. N. positifs et vacuolisation ; c'est l'annonce de sa prochaine dégénérescence. La division prégamique s'accompagne généralement d'une diminution de taille ; dans certains cas (*Opisthotrichum janus*), il y a, en outre, formation d'un macro- et d'un microconjugant, ce dernier étant plus petit et subissant une différenciation (disparition des plaques squelettiques).

La division prégamique terminée, les Ciliés s'accolent par leurs extrémités antérieures, leurs ouvertures buccales se faisant face (fig. 114). Le micronucleus passe dans l'endoplasme et y subit une première division ; puis l'un de ses fils se divise à nouveau pour donner les deux pronuclei (le ♂ et le ♀). L'autre micronucleus dégénère, ou bien se divise et engendre des produits qui avortent. La dégradation du macronucleus se poursuit.

Il y a alors échange des pronuclei ♂, puis formation d'un syncarion qui se divise et donne naissance à deux éléments. L'un reste peu volumineux et contient une petite masse de matériel vivement colorable, l'autre se gonfle et devient une vésicule presque incolore qui est l'ébauche du futur macronucleus. Le micronucleus prend une forme plus ou moins hémisphérique et s'accôle à l'ébauche macronucléaire ; le tout semble souvent entouré par une sorte de membrane l'isolant de l'endoplasme dans lequel il baigne.

L'ébauche du macronucleus va maintenant subir une lente évolution ; de petite sphérule presque incolore, elle deviendra progressivement un volumineux macronucleus riche en acide désoxyribonucléique. Ces transformations sont certainement peu rapides, comme l'atteste le nombre assez élevé d'ex-conjugants trouvés dans bien des échantillons de panse. Les aspects sont exactement les mêmes pour toute la famille. Nous l'avons vérifié pour la plus grande partie des espèces européennes et africaines. On peut distinguer sept stades principaux (fig. 115) :

1. L'ébauche macronucléaire est une sphérule de 15 μ de diamètre renfermant juste quelques filaments déliés colorables en rose par le Feulgen (fig. 115 A).

2. A ces fins filaments se substitue une masse qui se colore uniformément en rose pâle (toujours par le Feulgen) et dans laquelle apparaissent



FIG. 114. - A, conjugaison chez *Diplodinium costatum minus* ; B, ex-conjugant de *Diplodinium* sp. avec les deux pronuclei au contact et le macronucleus en dégénérescence.

quelques fines granulations rouge sombre (fig. 115 *B*). Une ébauche de réseau semble se dessiner, mais surtout on note la présence d'une sphérule homogène, limitée par une membrane, ne contenant pas de granules foncés et dont la signification nous échappe. Cette masse centrale n'a pas la valeur d'un nucléole, car elle se colore légèrement par la réaction de Feulgen et ne présente pas de sidérophilie marquée. Elle va persister

jusqu'à l'organisation complète du macronucleus.

3. La substance macronucléaire, dont la teneur en acide désoxyribonucléique s'accroît peu à peu, semble se fragmenter en un certain nombre de petites mottes séparées par des travées claires contenant les granulations rouge sombre (fig. 115 *C*).

4. Dans certains cas, la fragmentation de l'ébauche du macronucleus est encore plus nette. Celle-ci semble divisée par des sortes de membranes en un grand nombre d'alvéoles renfermant les petites mottes moyennement chromatiques (fig. 115 *D*).

5. Puis cette fragmentation s'estompe et le futur macronucleus apparaît coloré en rose vif, avec de petites granulations rouge sombre et toujours le corps central énigmatique (fig. 115 *E*). Il perd alors sa forme sphérique, passe dans l'ectoplasme et vient se placer dans la région dextro-dorsale.

6. Au début, il possède encore sensiblement le même aspect que l'ébauche précédemment observée dans l'endoplasme (fig. 115 *F*). Cependant sa forme se rapproche déjà de la forme spécifique caractéristique.

7. Les granulations riches en acide désoxyribonucléique se font de plus en plus nombreuses et envahissent la masse du macronucleus (fig. 115 *G*). Le corps central qui subsistait encore va disparaître. La forme est désormais typique et le micronucleus a regagné sa place.

De cette rapide description, nous retiendrons deux faits singuliers : 1° il existe une division prégamique particulière ; 2° le syncarion, dès sa

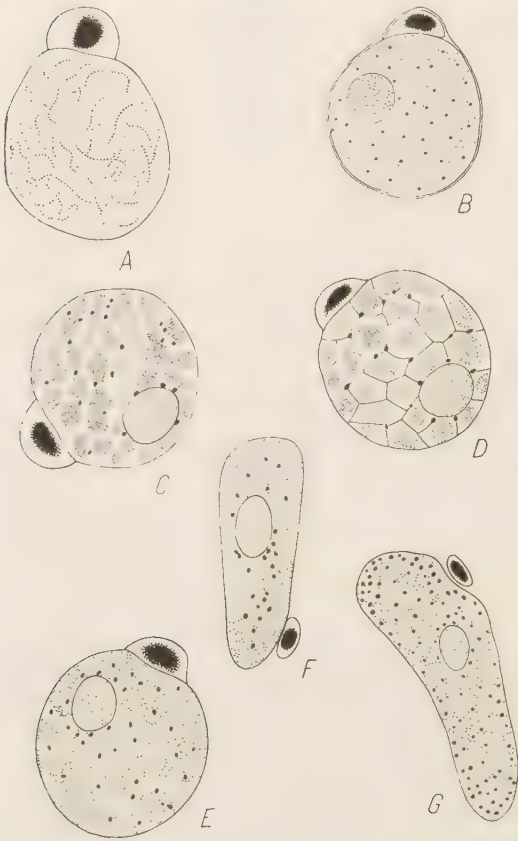


FIG. 115. — Différents stades de la réorganisation macronucléaire chez les ex-conjugants.

première division, donne naissance aux futurs macro- et micronucleus, alors que, chez tous les autres Ciliés, il y a généralement deux, trois ou même quatre divisions successives.

Nous aurions aimé étudier plus attentivement les phénomènes de la conjugaison et tout particulièrement la reconstitution du macronucleus. Malheureusement, le matériel récolté ne nous l'a pas permis. Nous n'avons jamais trouvé de conjugants parmi les Ciliés prélevés aux abattoirs (1). Le phénomène est-il vraiment très rare, ou bien son observation est-elle rendue difficile par suite des circonstances ? La présence, dans presque tous les échantillons, d'un certain nombre d'ex-conjugants n'est pas en faveur du premier terme de l'alternative. Il faut plutôt supposer que la conjugaison, chez les Ciliés des Ruminants domestiques européens, ne se produit qu'à un certain moment de la journée. Ayant fait des récoltes à différentes heures (de 8 à 22 h), il reste la possibilité que le phénomène ait lieu la nuit (2). La vérification de cette hypothèse se heurte malheureusement à une difficulté matérielle majeure, les abattoirs n'étant pas ouverts la nuit.

(1) Notons à ce sujet que les observations de DOGIEL ont été faites sur des Ciliés provenant du rumen d'Antilopes africaines et non sur du matériel européen.

(2) On connaît d'autres Protozoaires chez lesquels le phénomène sexuel se produit toujours aux mêmes heures. LE CALVEZ (1950) l'a bien observé chez certains Foraminifères.

CHAPITRE IX

CARACTÈRES GÉNÉRAUX ET ÉVOLUTION DES *OPHRYOSCOLECIDÆ*

Arrivée au terme de cette description analytique de l'organisation des *Ophryoscolecidae* et de la structure de leurs divers organites, nous essaierons d'en résumer l'essentiel, en mettant l'accent, d'une part, sur les caractères originaux de la famille et, d'autre part, sur son évolution. Ceci nous permettra, dans les chapitres suivants, d'esquisser une comparaison des *Ophryoscolecidae* avec les autres Ciliés, puis avec les autres Protozoaires, et enfin avec les cellules des Métazoaires. Nous tiendrons compte, bien entendu, de tous les éléments d'information recueillis ; cependant, une place de choix sera réservée aux données de la microscopie électronique, en raison de leur nouveauté.

A. Principales caractéristiques des *Ophryoscolecidae*.

Par l'étude cytologique comparée des principales espèces d'*Ophryoscolecidae* appartenant aux quatre genres *Entodinium*, *Diplodinium*, *Epidinium* et *Ophryoscolex*, nous avons pu nous rendre compte de la grande homogénéité de la famille. Malgré la différence de taille existant entre un *Entodinium* et un *Ophryoscolex*, malgré la complexité beaucoup plus grande de celui-ci, il y a une indéniable ressemblance. Si l'on excepte le fait qu'il est dépourvu de plaques squelettiques, l'*Entodinium* possède déjà l'organisation-type des *Ophryoscolecidae*.

Celle-ci est caractérisée par le plan général du corps, la ciliature, la structure et la répartition des principaux organites.

1° **Organisation générale.** — Le corps possède une forme constante caractéristique qui est assurée par une *cuticule* rigide et complexe. Le microscope électronique n'y révèle pas moins de quatre couches superposées : une mince pellicule externe, une pellicule interne épaisse, dense et creusée de sillons longitudinaux, des faisceaux de fibrilles longitudinales à structure tubulaire (150 Å de diamètre) et des fibres circulaires plus ou moins larges, vraisemblablement contractiles ou élastiques.

La masse cytoplasmique est divisée en un *ectoplasme* périphérique assez épais et un *endoplasme* central. L'ectoplasme renferme les principaux organites : noyaux, vacuoles contractiles, plaques squelettiques, diffé-

renciations fibrillaires. Toutefois, les inclusions cytoplasmiques classiques que sont les mitochondries et l'ergastoplasme se rencontrent dans tout le cytoplasme. L'appareil de Golgi, par contre, est uniquement endoplasmique. L'*endoplasme* semble correspondre à la partie du cytoplasme chargée de la digestion des aliments. Communiquant avec l'extérieur par l'*œsophage*, à l'extrémité antérieure duquel se trouve le cytostome, il reçoit la nourriture ingérée (fragments végétaux, bactéries, grains d'amidon...), la digère (1) et élimine les déchets par le rectum. L'ectoplasme et l'endoplasme sont isolés l'un de l'autre par une paroi complexe, dont la structure varie suivant les espèces, mais qui comprend toujours au moins deux types de « tissus » : l'un de type œsophagien, l'autre de type péri-endoplasmique. Le raccord se fait en biseau.

Au niveau du rectum, il semble y avoir continuité entre la cuticule et la limite ectoplasme-endoplasme, du moins entre certains de leurs éléments. Mais, vers l'avant, l'œsophage est un tube béant dans lequel s'enfonce l'infundibulum.

2° **Zones ciliaires.** — *Les zones ciliaires sont rétractiles.* Normalement épanouies, elles peuvent s'invaginer lorsque les conditions extérieures deviennent défavorables.

A l'état de protraction, la zone adorale et la zone dorsale sont entourées par deux lèvres circumciliaires qui se fusionnent plus ou moins totalement au moment de la rétraction. La cuticule subit des modifications importantes à leur niveau. En particulier, ses fibres internes donnent naissance à de gros cordons qui jouent certainement un rôle dans les mouvements d'ouverture et de fermeture des lèvres.

Les zones ciliaires sont d'un type particulier. Elles ne méritent en aucune manière les appellations de zone adorale ou dorsale de membranelles, car il s'agit non pas de membranelles ou de cirres, mais de formations péni-cillées temporaires ou « syncils ». A chaque zone correspond une bande infraciliaire composée de stries parallèles entre elles et obliques par rapport à l'axe longitudinal de l'ensemble. Chacune est formée par une file de blépharoplastes, sous-tendue par une baguette infraciliaire. La disposition des fibres cinétodesmiennes et des fibres interblépharoplastiques permet d'assimiler les lignes de grains basaux à des cinéties.

Les zones ciliaires des *Ophryoscolecidae* ont toutes la même organisation. Chez *Ophryoscolex*, la bande adorale est, certes, assez compliquée ; cependant, elle est construite à partir des mêmes éléments essentiels.

Les cils possèdent l'ultrastructure typique. Les baguettes infraciliaires montrent une alternance périodique de longues parties sombres renflées dans leur partie moyenne et de petits disques clairs. Les premières renferment en outre un nodule clair.

Sur les baguettes infraciliaires sont insérées les fibres rétrociliaires composées par un grand nombre de fines fibrilles tubulaires (150-160 Å)

(1) HUNGATE (1942) a montré l'existence d'une cellulase chez les *Diplodinium*.

alignées suivant des plans parallèles. Baguettes infraciliaires et fibres rétrociliaires peuvent être considérées comme des dérivés blépharoplastiques.

Au moment de la *division*, les ébauches des nouvelles zones ciliaires apparaissent dans l'ectoplasme, à peu près à mi-longueur du corps. La zone *adorale* se forme à partir de deux ébauches; la zone dorsale, à partir d'une seule. Avant la séparation des deux individus-fils, la première subit un retournement mais pas la seconde. L'origine des nouveaux blépharoplastes reste énigmatique.

3^e Principales inclusions. -- L'ectoplasme renferme un volumineux *macronucleus* et un petit *miconucleus* dont la forme et les positions respectives sont des caractères spécifiques. Le premier contient une très grande quantité de granulations riches en acide désoxyribonucléique et quelques autres qui ont la valeur de nucléoles. Sous la membrane du *miconucleus* on trouve une couche de matériel ayant les affinités tinctoriales des ribonucléoprotéines, puis un suc nucléaire, et enfin un corps central (ou nucléosome) contenant à la fois des ribo- et des désoxyribonucléoprotéines.

La division nucléaire ne présente pas de particularités notables.

Lors de la conjugaison, on remarque, d'une part, l'existence d'une division prégamique, d'autre part, le fait que le syncarion se divise une seule fois.

Les *mitochondries* sont petites, très nombreuses et présentes aussi bien dans l'ectoplasme que dans l'endoplasme. Leur organisation interne est toujours assez malaisée à observer, la paroi des tubules ayant une faible densité aux électrons.

L'*appareil de Golgi* est formé de dictyosomes de petite taille que révèle l'imprégnation osmique. On ne les trouve que dans l'endoplasme. Leur ultrastructure est tout à fait typique.

L'*ergastoplasme* se rencontre dans tout le cytoplasme. Ses lames appariées, saupoudrées de grains de Palade, sont soit rassemblées, soit éparses, soit accolées à d'autres formations : plaques squelettiques, granules d'amylopectine, limite ectoplasme-endoplasme.

Chaque particule alimentaire est enfermée dans une vacuole (uniquement dans l'endoplasme).

Dans l'ectoplasme se trouvent de petites vacuoles colorables par le rouge neutre (vacuome).

On y trouve également les *vacuoles contractiles*, toujours d'assez grande taille. Elles sont caractérisées par l'existence d'un stade quiescent qui se place au milieu de la diastole. Le cytoplasme qui les entoure est à la fois basophile et osmiophile (granulations et petites vésicules). Il est possible que ces caractères soient dus à la présence d'ergastoplasme organisé ou de grains de Palade.

Les *Ophryoscolecidae* sont capables de synthétiser des polysaccharides particuliers. L'un, voisin de l'amylopectine, se dépose sous forme de grains ectoplasmiques et endoplasmiques, ceux-ci plus gros que ceux-là. L'autre

polysaccharide est le constituant des *plaques squelettiques* : nommé ophryoscolécine, il est peut-être assez voisin de l'amylopectine. Les plaques squelettiques, formées de petits prismes d'ophryoscolécine, jouent un rôle à la fois de réserve et de maintien de la forme. Lors de la division des Ciliés, on constate leur néoformation.

Outre les *fibres rétrociliaires* et un certain nombre d'autres formations qui sont très généralement des dérivés des fibres cuticulaires internes (cordons circumciliaires, fibres caudales des *Ophryoscolex*), l'ectoplasme renferme un système de *fibres argyrophiles* hautement organisé. A titre d'hypothèse, on peut supposer qu'il s'agit d'un appareil neuromoteur, cependant d'autres fonctions ne sont pas exclues.

B. Évolution de la famille.

L'évolution des *Ophryoscolecidae* a comporté principalement :

- Un accroissement de la taille du corps ;
- L'apparition d'une deuxième zone ciliaire, puis le développement progressif de la zone adorale, et surtout de la zone dorsale, en même temps que la migration de cette dernière vers l'extrémité postérieure ;
- Le développement simultané des formations fibrillaires, et tout particulièrement du système argyrophile ;
- La multiplication du nombre des vacuoles contractiles ;
- L'apparition des plaques squelettiques, dont l'importance est devenue de plus en plus grande.

Les autres éléments ne se sont guère modifiés. Le macronucleus a vu sa forme varier, mais sa structure, comme celle du micronucleus, est restée inchangée. Le chondriome, l'appareil de Golgi, l'ergastoplasme, les réserves d'amylopectine, le vacuome, les vacuoles alimentaires ont gardé les mêmes caractéristiques.

Avant d'aborder l'évolution de la famille, il nous faut dire un mot sur l'orientation du corps.

1° L'orientation du corps. — Depuis EBERLEIN (1895), tous les auteurs admettaient que le macronucleus se trouvait dans le quart dextro-dorsal du corps ; l'extrémité antérieure étant marquée par la présence de la zone ciliaire adorale, l'orientation était bien définie.

LUBINSKY (1957) a récemment tout remis en question. D'après lui, le macronucleus est dorsal chez *Entodinium*, mais ventral dans les autres genres. L'un de ses principaux arguments est la position du micronucleus par rapport au macronucleus (fig. 110). Mais l'observation des coupes montre que le passage du genre *Entodinium* au genre *Diplodinium* n'implique nullement un déplacement de 180° du micronucleus autour du macronucleus, comme le prétend l'auteur canadien, mais seulement de 90°.

Si l'hypothèse de LUBINSKY était exacte, on devrait observer un change-

ment d'orientation de toutes les structures en passant du genre *Entodinium* au genre *Diplodinium* ; or, dans les deux cas, nous trouvons :

1° Sur le côté gauche :

— Le début de la zone ciliaire adorale (fig. 9, 10, 11, 12, 13, 14) ;

— La discontinuité de l'anneau péri-œsophagien du système fibrillaire argyrophile (fig. 100, 102, 103, 104) ;

— la deuxième ébauche infraciliaire de la zone adorale, lors de la division (fig. 19, 20, 21, 22) ;

2° Sur le côté droit :

— Le raccord de l'œsophage avec le sac endoplasmique ;

— Le départ du rectum, près de la face ventrale.

Seule est modifiée la position des vacuoles contractiles : elles sont à gauche chez *Entodinium* et, à droite, chez *Diplodinium*.

A notre avis, il y a eu simplement déplacement des vacuoles le long du bord dorsal, du côté gauche vers le côté droit, glissement simultané du macronucleus le long du côté droit et déplacement du micronucleus. Ces modifications s'accroissant, on arrive au genre *Epidinium*, où le macronucleus est presque au milieu du côté droit, puis au genre *Ophryoscolex*, mais dans ce cas les vacuoles ont une autre disposition (fig. 110).

L'évolution de la famille des *Ophryoscolecidae* se présente ainsi comme une accentuation progressive des mêmes tendances, comme une orthogenèse, alors que l'hypothèse de LUBINSKY supposerait un retour en arrière pour passer du genre *Diplodinium* au genre *Epidinium* (1).

2° Évolution des zones ciliaires. — Le genre *Diplodinium* est caractérisé par l'existence d'une deuxième zone ciliaire localisée dans la région dorsale du corps. Elle est composée des mêmes éléments que la zone adorale et on peut supposer avec DOGIEL (1927) qu'elle a eu pour origine un segment de zone adorale d'un *Entodinium*.

A l'intérieur du genre *Diplodinium*, on constate simplement un allongement des bandes infraciliaires en fonction de l'augmentation de la taille du corps, mais aucune modification qui puisse justifier le démembrement en dix nouveaux genres, comme l'avaient fait KOFOED et MAC LENNAN (1930-1933).

Le passage du genre *Diplodinium* au genre *Epidinium* est marqué par l'allongement de la bande dorsale, son déplacement vers l'arrière du corps, l'élargissement de la bande adorale et la différenciation de la bandelette intra-infundibulaire.

Ces caractères sont encore plus accentués chez *Ophryoscolex* ; il y a eu, en outre, soudure de deux segments de la bande adorale et réorganisation des infrastructures.

(1) De même qu'elle a conduit son auteur à voir, dans les petites espèces de *Diplodinium*, tel *D. posteroovesiculatum*, non pas des formes primitives mais des formes d'évolution régressive (leur macronucleus est très près du bord dorsal).

3° **Évolution des autres organites.** L'augmentation de taille s'est accompagnée d'un épaississement de la cuticule. Simultanément, le sac endoplasmique a acquis une organisation de plus en plus poussée, en particulier au niveau de sa paroi.

Le système fibrillaire argyrophile s'est développé parallèlement aux zones ciliaires. Comme pour celles-ci, il en existe quatre grands types d'organisation correspondant aux quatre genres étudiés (*Entodinium*, *Diplodinium*, *Epidinium*, *Ophryoscolex*). Dans tous les cas, on trouve avant tout un anneau péri-œsophagien d'où partent des fibres péristomiales. L'apparition d'une deuxième zone ciliaire chez les *Diplodinium* a été accompagnée de celle de deux arcs dorsaux (antérieur et postérieur). Des variations ultérieures ont affecté ces éléments ; d'autres formations sont venues s'y ajouter ; ils demeurent cependant les composants essentiels dont on peut suivre le développement progressif.

C'est à l'intérieur du grand genre *Diplodinium* que l'évolution des plaques squelettiques s'observe le mieux. On trouve d'abord une seule plaque (*Eudiplodinium maggii*, fig. 6 C), puis deux (*Eudiplodinium medium*, fig. 2) ; ensuite, il semble qu'il y ait trois possibilités :

1° Ou bien apparition d'une nouvelle plaque squelettique sur le bord ventral : sous-genre *Enoploplastron* (fig. 6 G) ;

2° Ou bien développement d'une plaque squelettique très large (1) : sous-genre *Ostracodinium* (fig. 6 F) ;

3° Ou encore formation d'une troisième et d'une quatrième plaque sur le côté gauche : sous-genre *Elytroplastron* ; puis d'une cinquième : sous-genre *Polyplastron* (fig. 6 E et 71).

Pour les vacuoles contractiles, on observe une évolution tout à fait comparable. Les deux sous-genres *Diplodinium* et *Eudiplodinium* possèdent deux vacuoles contractiles. Il en va de même pour *Enoploplastron*. Il en existe de deux à quatre dans le sous-genre *Ostracodinium*, quatre chez *Elytroplastron* et neuf chez *Polyplastron* (fig. 6).

Si l'on considère les genres plus évolués, on constate que :

1° *Epidinium* possède trois plaques squelettiques disposées comme chez *Enoploplastron*, et deux vacuoles contractiles (fig. 7 et 73) ;

2° *Ophryoscolex*, trois plaques squelettiques et deux rangées circulaires de vacuoles contractiles (fig. 8) ;

3° *Caloscolex*, trois plaques squelettiques et une rangée circulaire de vacuoles contractiles ;

4° *Opisthotrichum*, une seule plaque squelettique très large et deux vacuoles contractiles.

4° **Conclusions.** — Dans ces conditions, on peut supposer que c'est à partir du sous-genre *Enoploplastron* que se sont différenciés les genres *Epidinium*, puis *Ophryoscolex*, d'une part, et *Caloscolex*, d'autre part. Le

(1) Peut-être par fusion et élargissement progressif des plaques, comme semble l'indiquer la série : *Eudiplodinium medium medium*, *Eudiplodinium medium tauricum*, *Ostracodinium gracile fissilaminatum*.

sous-genre *Ostracodinium* serait à l'origine d'*Opisthotrichum*, tandis qu'*Elytroplastron* et *Polyplastron* représenteraient des rameaux sans descendance.

Ces hypothèses sont en partie confirmées par l'étude de la répartition des *Ophryoscolecidae* chez les différents Ruminants qui les hébergent :

1° *Elytroplastron* et *Polyplastron* ne sont connus que chez un petit nombre d'hôtes, le second uniquement chez les Ruminants domestiques (NOIROT-TIMOTHÉE, 1959 b).

2° *Opisthotrichum* vit dans le rumen de quelques Antilopes africaines (BUISSON, 1923 b ; DOGIEL, 1923 ; MORIGGI, 1949) ; or c'est justement chez ces animaux que le genre *Ostracodinium* est le plus fréquent et le plus riche en espèces (DOGIEL, 1932 ; NOIROT-TIMOTHÉE, 1956 e).

3° *Enoploplastron* et *Epidinium* ont une large répartition, tandis que *Caloscolex* et *Ophryoscolex*, plus évolués, ne se rencontrent que chez des hôtes assez peu nombreux : *Camelidae* pour les premiers (DOGIEL, 1926 ; MORIGGI, 1949) ; *Bovinae*, *Ovine*, *Caprine* et *Rupicaprine* pour les seconds.

Partant de ces constatations, DOGIEL (1947) a tenté de préciser l'époque à laquelle les différents genres ou sous-genres étaient apparus (*Entodinium* et *Diplodinium* à l'Eocène, *Eudiplodinium* et *Epidinium* à l'Oligocène, *Ostracodinium* au Miocène, *Opisthotrichum*, *Ophryoscolex* et *Polyplastron* au Pliocène). Bien sûr, il serait nécessaire, pour établir un arbre généalogique plus précis, de posséder des renseignements sur la faune stomacale de tous les Ruminants ; or certains genres, et même certaines familles (*Giraffidae*, par exemple), n'ont jamais été étudiés. Cependant, devant l'accord constaté entre les données de la morphologie et de la cytologie comparée, d'une part, et celles que fournit l'étude de la répartition des espèces chez les différents hôtes, d'autre part, on peut tenir pour très vraisemblables les vues de DOGIEL sur l'évolution des *Ophryoscolecidae*.

CHAPITRE X

COMPARAISON DES *OPHRYOSCOLECIDÆ* AVEC LES AUTRES CILIÉS

L'étude de la structure et de l'organisation des *Ophryoscolecidae* conduit fréquemment à se demander si les caractères observés sont originaux ou s'ils existent chez d'autres Ciliés. Étant donné le nombre relativement restreint des espèces étudiées au microscope électronique, ces comparaisons n'ont évidemment qu'un caractère provisoire. Elles peuvent cependant nous aider à préciser les affinités et la position systématique des *Ophryoscolecidae*.

A. La ciliature.

Le cil et son grain basal possèdent toujours la même ultrastructure, chez tous les Ciliés étudiés. Il n'y a même pas, comme dans le cas des Flagellés (p. 689), présence d'éléments additionnels. Seul existe le faisceau fondamental de 20 fibrilles disposées suivant le schéma bien connu.

Donc ce qui importe uniquement, c'est la répartition des cils à la surface du corps. A cet égard, les *Ophryoscolecidae* semblent très singuliers. La zone ciliaire qui s'enroule autour de l'ouverture buccale ne mérite nullement, comme nous l'avons dit précédemment, le nom de zone adorale de membranelles, puisqu'il ne s'agit pas de membranelles mais de syncils. Il en va de même pour la zone dorsale.

Les stries juxtaposées qui composent les bandes infraciliaires nous semblent avoir la valeur de cinéties, en tout cas le lieu d'insertion et le trajet des fibres cinétodesmiennes paraissent l'indiquer. Chaque zone ciliaire serait donc formée d'une succession de courtes cinéties parallèles.

Apparemment les zones ciliaires des autres Entodiniomorphes possèdent la même organisation. C'est donc là un caractère de l'ordre, qui apparaît ainsi défini par une ciliature particulière et originale. Cependant les baguettes infraciliaires n'existent peut-être pas ailleurs que chez les *Ophryoscolecidae* ; en tout cas, nous ne les avons pas retrouvées chez les *Cycloposthiidae*.

Autre particularité des *Ophryoscolecidae* : les zones ciliaires peuvent s'invaginer à l'intérieur du corps. Chez les *Cycloposthiidae*, seule la zone adorale se comporte de même, les caudalia n'étant pas vraiment rétractiles. Dans les autres familles de l'ordre des Entodiniomorphes (*Spirodiniidae*, *Poly-*

diniidæ et *Ditoxidæ*), les formations vibratiles restent constamment épanouies (STRELKOW, 1939 ; KOFOID, 1935 ; LATTEUR, 1958).

Le développement intracytoplasmique des ébauches ciliaires de l'opisthe rapproche les Entodiniomorphes des Oligotriches (FAURÉ-FRÉMIET, 1953) ; mais les *Ophryoscolecidæ* restent caractérisés par la formation de la zone adorale à partir de deux ébauches distinctes. Nous ignorons si un phénomène analogue existe dans les autres familles de l'ordre.

B. Le système digestif.

Le cytoplasme des Ciliés comprend généralement un ectoplasme périphérique et un endoplasme central, mais, chez les *Ophryoscolecidæ*, ces deux couches n'ont nullement la même valeur. En effet, l'ectoplasme renferme bon nombre d'organites que l'on trouve normalement dans l'endoplasme des autres Ciliés, en particulier le macronucleus, le micronucleus et les vacuoles contractiles. C'est que ce cloisonnement du cytoplasme répond, chez les *Ophryoscolecidæ*, à l'édification d'un « système digestif ». La partie que l'on nomme œsophage possède en particulier une organisation très poussée et complexe. Un œsophage analogue, sinon identique, existe chez les *Cycloposthiidæ* et sans doute la plupart des Entodiniomorphes. Mais nous ne lui connaissons pas d'équivalent dans les autres ordres.

En revanche, les structures trouvées le long et au fond de l'infundibulum semblent très répandues chez les Ciliés. Rappelons qu'il s'agit de rideaux de fibrilles tubulaires, orientés plus ou moins perpendiculairement à la paroi du corps et le plus souvent séparés par des rangées de vésicules. Nous avons observé cette organisation chez *Blepharozoum trizonum* (Holotriche Gymnostome), *Isotricha* et *Dasytricha* (Holotriches Trichostomes), *Paramecium caudatum* (Holotriche Hyménostome), *Cycloposthium bipalmatum* et tous les *Ophryoscolecidæ*. RANDALL et FITTON-JACKSON (1958) semblent l'avoir également observée chez *Stentor polymorphus* (Hétérotriche). A notre avis, ces structures sont caractéristiques du cytostome, mais l'étude de nombreuses espèces s'impose avant qu'on ne puisse généraliser. Il importe également de vérifier que cette organisation des ultrastructures n'existe pas chez d'autres Protistes, ce qui semble actuellement le cas, donc si nous pouvons la considérer comme une caractéristique morphologique des Ciliés.

C. Les différenciations fibrillaires.

1° **Les fibres argyrophiles.** — Elles représentent vraisemblablement un élément original de l'organisation des *Ophryoscolecidæ*. Nous avons vainement cherché à mettre en évidence un système analogue chez les *Cycloposthiidæ*. Et, si d'autres Ciliés possèdent également des fibres argyrophiles, par exemple *Balantidium* (FERNANDEZ-GALLIANO, 1952, 1955 a), leur orga-

nisation n'apparaît jamais aussi poussée ni aussi rigoureuse que chez les *Ophryoscolecidae*.

2° **Les fibres rétrociliaires.** — Des fibres analogues à celles des *Ophryoscolecidae*, possédant la même ultrastructure, existent chez bien d'autres Ciliés. Nous en avons fourni quelques exemples (*Blepharozoum*, *Isotricha* et *Dasytricha*, *Cycloposthium*) et indiqué le cas de certaines fibres, également insérées à la base des blépharoplastes et qui sont vraisemblablement de même nature, par exemple chez *Euplotes* (ROTH, 1956, 1957), *Stentor* (RANDALL et FITTON-JACKSON, 1958), *Trichodinopsis* (FAURÉ-FRÉMIET, ROUILLER et GAUCHERY, 1956 a)... Une étude minutieuse révélerait sans doute bien d'autres fibres identiques. Leur fonction reste à préciser.

3° **Autres fibres sidérophiles.** — Parmi les nombreuses fibres observées chez les Ciliés, beaucoup sont sidérophiles, et leur ultrastructure fibreuse évoque celle des fibres à mêmes affinités tinctoriales rencontrées chez les *Ophryoscolecidae* (fibres rétrociliaires exclues). Dans l'ensemble, cette ultrastructure semble le fait d'organites contractiles ou élastiques : myoïde endoplasmique d'*Opercularia articulata* (FAURÉ-FRÉMIET, ROUILLER et GAUCHERY, 1956 b); limite ectoplasme-endoplasme et nucléo-suspendeur des *Isotricha* (NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 c); fibres séparant l'ectoplasme de l'endoplasme chez *Metaradiophrya gigas* (DE PUYTORAC, 1959). Les grosses fibres qui, chez *Cycloposthium bipalmatum*, forment des sortes de sphincters autour de la zone ciliaire adorale et des caudalia offrent un aspect analogue. Mais dans ce cas, comme aussi chez *Ophryidium versatile* (FAURÉ-FRÉMIET et ROUILLER, 1958 a), les travées fibreuses sont séparées par des chapelets de vésicules. SOTELO et TRUJILLO-CENOZ (1959), ayant observé quelque chose d'assez analogue chez *Vorticella campanulata*, soulignent la ressemblance existant entre les cordons fibreux et le muscle lisse, d'une part, les chapelets de vésicules et le reticulum sarcoplasmique (1), d'autre part. La première comparaison nous semble tout à fait justifiée, peut être également la seconde, mais à condition de ne pas assigner aux vésicules un rôle conducteur, comme l'ont fait certains, car cela nous paraît par trop hypothétique.

4° En revanche, on a décrit chez d'autres Ciliés diverses catégories de fibres dont l'équivalent ne semble pas exister chez les *Ophryoscolecidae* :

— Fibres à structure réticulée chez *Campanella* (ROUILLER et FAURÉ-FRÉMIET, 1957 a) ;

— Fibres à structure périodique dans le pédoncule de *Carchesium* (RANDALL, 1956), d'*Opercularia* et de *Zoothamnium* (ROUILLER, FAURÉ-FRÉMIET et GAUCHERY, 1956), ou constituant le cinétodesme de *Paramecium* (METZ, PITELKA et WESTPHALL, 1953 ; SEDAR et PORTER, 1955) et de *Tetrahymena* (METZ et WESTPHALL, 1954) ;

— Fibres feuilletées chez *Trichodinopsis* (FAURÉ-FRÉMIET, ROUILLER et GAUCHERY, 1956 a).

(1) Considéré comme une différenciation locale du reticulum endoplasmique.

D. Autres éléments.

Des *plaques squelettiques* analogues à celles des *Ophryoscolecidae* existent dans deux autres familles d'Entodiniomorphes : *Cycloposthiidae* et *Polydiniidae*, ainsi que chez *Troglodytella*, mais font défaut chez les *Spirodiniidae* et les *Ditoxidae*. Des formations analogues n'ont jamais été observées chez d'autres Ciliés.

Les *vacuoles contractiles* et l'*appareil nucléaire* des *Ophryoscolecidae* n'offrent pas de particularités saillantes. Ils semblent appartenir à des types morphologiques très classiques. D'ailleurs, dans le cas des vacuoles, nous manquons d'éléments de comparaison, l'ultrastructure de ces organites n'ayant été observée que dans de rares cas.

Les *mitochondries* des *Ophryoscolecidae*, comme celles des *Cycloposthiidae*, sont particulièrement petites et possèdent une ultrastructure peu nette. Elles diffèrent grandement à cet égard des mitochondries des autres Ciliés, généralement volumineuses et dans lesquelles les tubules sont aisés à reconnaître (SEDAR et RUDZINSKA, 1956 ; ROUILLER, FAURÉ-FRÉMIET et GAUCHERY, 1957 ; RANDALL et FITTON-JACKSON, 1958...). Cette différence n'est peut-être pas sans rapport avec le mode de vie anaérobie (fermentation et non respiration).

L'*appareil de Golgi*, au contraire, quoique formé de dictyosomes de petite taille, est bien développé et facile à observer, alors que chez les autres Ciliés c'est un organite rare, sans doute parce que mal conservé par les fixations.

L'*ergastoplasme* semble très fréquent chez tous les Ciliés, soit que ses éléments s'assemblent pour former des grains basophiles, soit qu'ils restent épars dans le cytoplasme.

E. Conclusions

En définitive, les *Ophryoscolecidae* se distinguent des autres Ciliés par leur ciliature, leur système digestif complexe, la présence possible de plaques squelettiques, leur système fibrillaire argyrophile, ainsi que par les caractéristiques de leur chondriome et de leur appareil de Golgi.

Ils sont en outre caractérisés par une polarité apico-basale très marquée. Tous les Ciliés possèdent, certes, une polarité bien définie pendant la nage, mais le corps reste organisé sur le mode concentrique : une couche de cytoplasme cortical entoure l'endoplasme dans lequel les organites sont régulièrement répartis. C'est le cas, par exemple, d'un *Isotriche* ou d'une *Paramécie*. Chez les *Ophryoscolecidae*, il existe une sorte de céphalisation due en partie à la présence des zones ciliaires vers l'extrémité antérieure du corps ; les images du système fibrillaire argyrophile sont à cet égard fort suggestives.

Les affinités des *Ophryoscolecidae* avec les autres familles d'Entodiniomorphes font que cet ordre a une valeur systématique indéniable (1) ; par contre, sa position à l'égard des ordres voisins n'est pas toujours facile à préciser.

(1) C'est sans doute la famille des *Ditoxidae* qui, à bien des égards, est la moins proche des autres.

CHAPITRE XI

COMPARAISON DES *OPHRYSOLECIDÆ* AVEC LES AUTRES PROTISTES

L'étude comparée des Protistes au microscope électronique révèle une grande uniformité de l'ultrastructure de leurs organites. Ce sont pratiquement toujours les mêmes éléments qui concourent à leur formation. Nous envisagerons successivement le cas des cils et des flagelles, celui des différenciations fibrillaires et enfin celui de quelques inclusions du cytoplasme. Il ne sera pas parlé des noyaux, car leur cytologie comparée est bien connue et le microscope électronique n'a rien apporté de nouveau dans ce domaine.

A. Cils et flagelles.

Ils possèdent constamment la même ultrastructure fondamentale. Dans tous les cas, on retrouve le faisceau de 20 fibrilles longitudinales : 2 axiales et 9 paires disposées en couronne. Chez les Ciliés, le cylindre ainsi défini est enfermé dans une digitation cytoplasmique, dont le diamètre est d'environ 250 μ (celui du cylindre étant de 200 μ). Chez les Flagellés, la gaine cytoplasmique est souvent plus large et présente un contour sinueux sur les coupes transversales. Fréquemment, des éléments nouveaux viennent se juxtaposer au faisceau fibrillaire de base et la taille du flagelle s'accroît. Il peut s'agir d'un court cylindre fibreux interposé entre les fibrilles périphériques et les fibrilles axiales, comme chez *Opalina ranarum* (NOIROT-TIMOTHÉE, 1959 *a*), ou bien d'un gros cordon, composé de fibres ou de rubans et situé à côté du faisceau fondamental ; ce cas a été observé en particulier chez *Bodo* (PITELKA, 1958), *Cryptobia heliciis* (PYNE, 1959) et *Peranema trichophorum* (ROTH, 1959). Chez *Devescovina striata*, le flagelle trainant renferme une masse fibreuse très importante ; par suite de sa présence, la largeur du flagelle peut atteindre plus de 2 μ . On peut encore citer le cas de *Pyrsonympha*, chez qui les flagelles sont en partie logés dans des dépressions de la surface du corps (GRASSÉ, 1956 *b*) ; vers la face externe, ils renferment quelques grosses fibres denses aux électrons.

Dans ces conditions, faut-il, comme ROTH (1959) l'a proposé, réserver le nom de cils aux structures « simples » et celui de flagelles aux structures plus « compliquées » ? Cela ne paraît pas possible, car les grands Flagellés termiticoles, par exemple *Joenia* (GRASSÉ, observations inédites) ou *Tri-*

chonympha (PITELKA et SCHOOLEY, 1958) possèdent des flagelles « simples », mais beaucoup plus longs que des cils.

Dans tous les cas d'ailleurs, le *blépharoplaste* (ou grain basal, ou cinétosome) possède une organisation identique. C'est un cylindre plus ou moins long formé par les prolongements intracytoplasmiques des fibrilles périphériques du cil ou du flagelle. Les fibrilles axiales ne pénètrent jamais à l'intérieur du blépharoplaste ; elles s'arrêtent au niveau de la limite externe du corps, généralement sur un petit grain sombre.

On sait que chez les Métazoaires le centriole est également formé par neuf paires de fibrilles dessinant un cylindre (DE HARVEN et BERNHARD, 1956 ; BESSIS et BRETON-GORIUS, 1957, 1958 ; YAMADA, 1958), lequel est parfois entouré par une substance sombre correspondant à l'archoplasme. Chez la plupart des Flagellés, on trouve un complexe centro-blépharoplastique formé par l'ensemble des grains basaux. Mais le cas des *Joenia* ou des *Trichonympha* n'est pas élucidé. PITELKA et SCHOOLEY (1958) ont décrit pour le bâtonnet axial du rostre de *Trichonympha* une structure assez complexe ; toutefois, d'après certains auteurs (GRASSÉ, 1952), il ne s'agit pas là du véritable centrosome mais d'un de ses dérivés (1).

B. Organites fibreux.

Nous réunissons dans ce paragraphe l'examen des divers éléments fibrillaires rencontrés chez les Protistes et concourant à la formation d'organites variés. Il semble qu'on puisse en distinguer au moins trois catégories :

1° **Fibres à structure périodique.** — Ce sont, en général, des dérivés blépharoplastiques. Il s'agit le plus souvent de cordons assez gros, avec une fine striation transversale dessinant des motifs qui se répètent régulièrement ; leur périodicité est, en général, d'environ 500 Å. Cette structure évoque un peu celle des fibres de collagène des Métazoaires. Dans cette catégorie, on peut ranger :

— Les filaments parabasaux, par exemple ceux de *Chromulina* (ROUILLER et FAURÉ-FRÉMIET, 1958 a) ou de *Trichonympha* (PITELKA et SCHOOLEY, 1958) ;

— La côte de *Tritrichomonas* (ANDERSON et BEAMS, 1959) (2) ;

— Les fibres cinétodesmiennes de *Paramecium* (METZ, PITELKA et WESTPHALL, 1953 ; SEDAR et PORTER, 1956) ou de *Tetrahymena* (METZ et WESTPHALL, 1954) ;

— Les fibres du pédoncule de *Carchesium* (RANDALL, 1956), d'*Opercularia* et de *Zoothamnium* (ROUILLER, FAURÉ-FRÉMIET et GAUCHERY, 1956).

(1) Il existe cependant une ressemblance certaine entre la structure de cet élément et celle du « centrosome » des spermatozoïdes atypiques de l'Iule *Spirotreptus castaneus* (GRASSÉ, TUZET et CARASSO, 1956).

(2) La structure de la côte est toute différente dans le cas de *Devescovina striata* ; c'est alors une masse fibreuse assez homogène et contenant un axe plus dense.

Après leur décharge, les trichocystes présentent un aspect assez comparable (JAKUS et HALL, 1946 ; DRAGESCO et BEYERSDORFER, 1952 ; SEDAR et PORTER, 1955 ; ROUILLER et FAURÉ-FRÉMIET, 1957 *b*).

Les baguettes infraciliaires des *Ophryoscolecidae* possèdent également une structure périodique mais bien différente puisqu'il y a alternance de longues parties sombres, légèrement renflées et évidées, et de disques clairs très courts (Pl. IV, fig. 2). Des fibres de même type semblent exister sous la pellicule de *Peranema trichophorum* (ROTH, 1959).

2° **Fibrilles tubulaires.** — Des fibrilles tubulaires, c'est-à-dire possédant un cortex plus dense que leur masse centrale, se remarquent très fréquemment chez les Protozoaires.

a. On les trouve en premier lieu sous la pellicule, soit sous forme de couche continue, par exemple chez *Cryptobia helcis* (PYNÉ, 1959), *Trypanomosa equiperdum* (GRASSÉ, observations inédites) ; soit sous forme de paquets, de faisceaux longitudinaux, par exemple chez les *Ophryoscolecidae* (p. 580 et Pl. X, fig. 4), ou chez *Peranema trichophorum* (ROTH, 1959) ; soit encore sous forme de rideaux perpendiculaires à la membrane, par exemple au niveau du cytostome des Ciliés (p. 604). Chez les Opalines, des rideaux analogues sont logés à l'intérieur des replis que forme la pellicule (NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 *d* et 1959 *a*).

b. Ces fibres peuvent également se grouper pour former divers organites. Dans le cas de l'axostyle contractile de *Pyrsonympha* (GRASSÉ, 1956 *b*) et du myonème ectoplasmique de *Stentor* ou de *Spirostomum* (RANDALL, 1956, 1957 ; RANDALL et FITTON-JACKSON, 1958 ; FAURÉ-FRÉMIET et ROUILLER, 1958 *b*), les fibres sont disposées suivant une série de lames légèrement arquées. Les feuillets de fibrilles observés au niveau des fibres rétrociliaires des *Ophryoscolecidae* (p. 634 et Pl. XVI, fig. 3) sont, au contraire, rigoureusement rectilignes. Il en va de même pour les autres fibres de même structure trouvées chez divers Ciliés : *Blepharozoum trizonum* (Pl. XVI, fig. 5), *Cycloposthium bipalmatum* (Pl. XVI, fig. 4), etc., ainsi que pour les fibres de *Cryptobia helcis* (PYNÉ, 1960), que l'on a considérées tour à tour comme des racines ciliaires ou comme des ébauches d'axostyle (1). L'appareil de fixation de *Pyrsonympha* (GRASSÉ, 1956) répond à une organisation du même type. Enfin beaucoup d'axostyles (*Joenia*, *Devescovina*, *Calonympha*...) sont formés par une nappe de fibrilles enroulée sur elle-même.

Notons pour terminer que tous les organites dont nous venons de parler sont *sans exception* des dérivés blépharoplastiques et que les fibrilles qui les composent ne diffèrent apparemment pas de celles qui forment les cils ou les flagelles. Ce n'est peut-être là qu'une coïncidence ; la ressemblance n'est peut-être que superficielle, cachant des variations que nous ne savons pas reconnaître ; le fait vaut cependant d'être noté.

(1) Et, de fait, l'ultrastructure est voisine. Notons, cependant, que les fibres rétrociliaires sont sidérophiles et non les axostyles.

c. La liste des organites formés par des fibrilles tubulaires est bien loin d'être close. Il faut encore citer l'œsophage des *Ophryoscolecidae* (p. 600 et Pl. VII, fig. 1 et 2), les fibres pharyngiennes de certains Gymnostomes et Hyménostomes (ROUILLER, FAURÉ-FRÉMIET et GAUCHERY, 1957), les trichites de *Peranema trichophorum* (ROTH, 1959), mais dans ce cas les fibrilles sont enfermées à l'intérieur d'une gaine fibreuse, etc.

3° **Cordons fibreux.** — Chez bien des Protistes, on trouve, comme chez les Ciliés, des cordons fibreux à la structure mal définie ; c'est le cas du paraxostyle de *Pyrsonympha* (GRASSÉ, 1956), des myonèmes de *Gregarina rigida* ou encore du septum séparant le protomérite du deutomérite chez cette même Grégarine (BEAMS, TAHMISIAN, DEVINE et ANDERSON, 1959).

C. Inclusions du cytoplasme.

1. Les *mitochondries* possèdent chez tous les Protistes la même ultrastructure. La présence de crêtes en forme de tubules a été constatée chez : les Amibes (SEDAR et RUDZINSKA, 1956 ; SCHNEIDER et WOHLFARTH-BOTTERMANN, 1959 ; PAPPAS et BRANDT, 1959) ; divers Flagellés (ROTH, 1959) ; *Opalina ranarum* (NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 d, 1959 a) ; plusieurs Grégarines (GRASSÉ et THÉODORIDÈS, 1959).

2. L'appareil de Golgi existe également chez la plupart des Protistes. Son ultrastructure est partout identique, mais, dans le cas des Flagellés où il se présente en microscopie optique sous la forme d'un appareil parabaasal (GRASSÉ, 1956 a, 1957 a et b), les saccules sont polarisés par rapport au filament parabaasal. Partout ailleurs, l'appareil de Golgi est formé de dictyosomes qui peuvent être répartis autour du noyau, comme chez *Chlamydomonas* (SAGER et PALADE, 1957), ou épars dans le cytoplasme. Ce dernier cas, qui est celui des Ciliés, s'observe chez les Amibes (SCHNEIDER et WOHLFARTH-BOTTERMANN, 1959) et les Grégarines (GRASSÉ et THÉODORIDÈS, 1959). Chez *Opalina ranarum*, il n'y a pas de filament parabaasal, mais les dictyosomes sont situés à une distance constante de la membrane cytoplasmique et généralement en dessous des lignes flagellaires (NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 d et 1959 a).

3. L'*ergastoplasme* semble également présent chez tous les Protozoaires. Mais son existence n'est connue que depuis relativement peu de temps, aussi les exemples sont-ils plus rares. Cependant, il a été signalé chez les Grégarines (GRASSÉ et THÉODORIDÈS, 1958), les Opalines (NOIROT-TIMOTHÉE, 1958 d et 1959 a) et divers Flagellés (GRIMSTONE, 1958 ; PYNE, 1959).

4. *Polysaccharides de réserve.* Beaucoup de Protistes sont, comme les *Ophryoscolecidae*, capables de synthétiser et de mettre en réserve dans leur cytoplasme des grains de polysaccharide spécifique. Nous avons déjà fait allusion au paraglycogène des Grégarines (p. 621), dont la composition n'est apparemment pas très éloignée de celle de l'amylopectine. Le cas de *Polytomella caeca* (Phytomonadine) a été étudié en détail par plusieurs

auteurs (voir la mise au point de BARKER et BOURNE, 1955) ; son polysaccharide contient, comme l'amidon des plantes supérieures, de l'amylose et de l'amylopectine, mais ce dernier en proportion assez faible (13-16 p. 100 au lieu de 20-30 p. 100). Celui de *Tetrahymena pyriformis* semble, au contraire, très voisin du glycogène (RILEY, 1952 ; MANNERS et RILEY, 1952 ; cités d'après BARKER et BOURNE). On pourrait encore signaler le cas du paramylon des Euglènes, des grains glycoprotéiques des *Diffugia*, etc. La diversité des polysaccharides synthétisés par les Protistes semble très grande, mais, dans tous les cas bien étudiés, il s'agit toujours de chaînes d' α -glucose.

D. Conclusions.

Il apparaît donc, en définitive, que les Protistes sont tous édifiés à partir des mêmes éléments, et, ce qui caractérise morphologiquement les différents groupes, c'est surtout l'organisation du corps, la répartition des organites, souvent le revêtement externe.

Chez les Flagellés, le corps est fortement polarisé par suite de la présence du complexe centro-blépharoplastique ou du centrosome. Beaucoup d'organites y sont rattachés, directement ou indirectement, et se forment sous leur influence au cours de la division. Pour une *Devescovina*, par exemple, c'est le cas de l'axostyle, de la côte, du filament parabasal et donc de l'appareil parabasal lui-même.

Les Grégarines sont également des organismes polarisés ; cependant, on ne constate pas la présence de dérivés centrosomiens. Le corps est revêtu par une pellicule plissée ou épicyte ; en dessous, le cytoplasme s'organise sur le mode concentrique : un ectoplasme avec des différenciations fibrillaires (myonèmes), puis un endoplasme contenant paraglycogène, mitochondries, dictyosomes et ergastoplasme, celui-ci étant très généralement localisé dans la région périnucléaire.

C'est une organisation un peu du même type que l'on trouve chez les Opalines. La stratification y est généralement assez rigoureuse : trois couches de cytoplasme, deux strates de dictyosomes, etc. On note en outre la disparition du centrosome et la multiplication des noyaux. Cependant, une certaine polarité subsiste, elle se manifeste lors de la nage et dans la disposition du revêtement flagellaire (aire apicale).

La polarité de la plupart des Ciliés ressemble à celle des Opalines, elle n'apparaît guère dans l'organisation générale du corps, si ce n'est au niveau des cinéties (règle de la desmodexie de CHATTON). Chez les *Ophryoscolecidae*, en revanche, nous trouvons une nette polarité antéro-postérieure, rappelant celle des Flagellés, mais, dans ce cas, l'intervention d'un centrosome est exclue.

CHAPITRE XII

LES *OPHRYOSCOLECIDÆ* CONSIDÉRÉS EN TANT QUE CELLULES OU EN TANT QU'ORGANISMES

Le développement de la théorie cellulaire au cours du xix^e siècle conduisit HAECKEL (1866) à rassembler l'ensemble des Protistes sous le nom d'Unicellulaires. Cependant, quelques auteurs, en particulier DOBELL (1911), s'opposèrent à cette conception ; voyant dans les Protistes des organismes complets, ils inclinèrent à les considérer comme des êtres acellulaires plutôt qu'unicellulaires. Il est bien certain que le problème ne peut être vraiment résolu, car la notion de cellule suppose une abstraction et demeure fatalement subjective. La connaissance des ultrastructures cellulaires permet cependant de poser le problème de façon plus précise. Les *Ophryoscolecidae* étant parmi les Protistes les plus évolués, les plus spécialisés, il n'est pas sans intérêt de comparer leur organisation à celle des cellules de Métazoaires.

A. Un Ophryoscolécide possède les attributs d'une cellule.

Une cellule peut être définie comme un territoire cytoplasmique limité par une membrane et renfermant un noyau ainsi que des inclusions caractéristiques : chondriome, appareil de Golgi, ergastoplasme.

1. Un Ophrysocolécide répond parfaitement à cette définition. Comme chez tous les Eucaryotes (au sens de CHATTON), le *noyau* (micronucleus) renferme un nombre fixe de chromosomes caractérisés par la présence d'acide désoxyribonucléique ; sa division se fait suivant le mode mitotique, mais en l'absence de centrosome et sans disparition de la membrane nucléaire. De son ultrastructure, comme de celle du noyau des Pluricellulaires, nous ne savons pratiquement rien.

Les inclusions cytoplasmiques sont analogues à celles rencontrées chez tous les animaux ainsi que chez les végétaux.

Les *mitochondries* présentent des affinités tinctoriales classiques et leur ultrastructure ne diffère pas sensiblement de celle observée ailleurs. La présence de tubules à la place de crêtes ne suffit pas à opposer les mitochondries des Protozoaires à celles des Métazoaires, d'autant plus que des tubules ont été observés dans divers tissus d'animaux supérieurs, en particulier la cortico-surrénale (PALADE, 1953 ; LEVER, 1956 ; BELT et PEASE, 1956) et les tubes de Malpighi (BEAMS, TAHMISIAN et DEVINE, 1955), et que la forme des crêtes varie considérablement d'un tissu à l'autre.

L'appareil de Golgi des *Ophryoscolecida* possède une ultrastructure assez classique. On sait que tout dictyosome est formé par des saccules aplatis étroitement empilés les uns sur les autres. Leurs extrémités renflées peuvent s'étrangler et donner naissance à de petites vésicules. A ces deux constituants se juxtaposent fréquemment quelques vacuoles d'assez grande taille mais leur nombre est très variable (HAGUENAU et BERNHARD, 1955 ; GRASSÉ, 1957 *b*) et elles peuvent même faire complètement défaut (BUVAT, 1957 *a*), ce qui indique qu'il ne s'agit pas d'un élément essentiel de l'appareil de Golgi, mais seulement d'un accessoire. Leur absence, dans le cas des *Ophryoscolecida*, n'a donc rien de gênant.

Troisième constituant cellulaire fondamental : l'*ergastoplasme*, longtemps méconnu, mais dont l'ubiquité s'affirme de jour en jour. Chez tous les Protozoaires bien étudiés, des lames appariées d'*ergastoplasme* ont été observées, aisément reconnaissables grâce à la présence des grains de Palade accolés à leur surface externe ; le nombre de ces formations est parfois très petit, parfois assez élevé, suivant l'activité élaboratrice dont fait preuve la cellule ; c'est exactement la même chose que chez les Pluricellulaires.

2. Mais nous avons vu que les *Ophryoscolecida* renferment en outre divers organites. Existont-ils uniquement chez les Protistes ou peut-on les observer également chez les Métazoaires ?

a. Les cils et les flagelles se rencontrent chez tous les Pluricellulaires, sauf les Nématodes, avec toujours exactement la même structure fondamentale. Comme dans le cas des Protistes, on constate que les cils renferment uniquement le faisceau fibrillaire de base (FAWCETT et PORTER, 1954 ; RHODIN et DALHAMN, 1956...), tandis que presque toujours les flagelles des spermatozoïdes possèdent, en outre, des côtes fibreuses plus ou moins nombreuses et épaisses (GRASSÉ, CARASSO et FAVARD, 1956 ; BURGOS et FAWCETT, 1955, 1956 ; FAWCETT, 1958).

Dans tous les cas, que nous ayons affaire à un Protiste, à un épithélium vibratile ou à spermatozoïde, le cil (ou le flagelle) est issu d'un *grain basal* ou *blépharoplaste* ; celui-ci a une forme cylindrique, il est formé par les prolongements intracytoplasmiques des fibrilles périphériques du cil (ou du flagelle) ; les fibrilles axiales n'y pénètrent jamais, mais s'arrêtent (ou naissent) sur un granule dense. Comme dans le cas du flagelle lui-même, le grain basal peut se compliquer par suite de l'addition d'éléments, sans doute de nature squelettique ; leur présence rend parfois la structure du blépharoplaste difficile à comprendre, cependant les éléments de base subsistent toujours.

On sait, d'autre part, que le centriole possède la même ultrastructure que le blépharoplaste. Les premières observations de DE HARVEN et BERNHARD (1956), BESSIS et BRETON-GORIUS (1957) ont reçu de nombreuses confirmations. La théorie d'HENNEGUY (1897) sur l'identité de ces deux éléments se trouve ainsi parfaitement justifiée.

b. Les vacuoles contractiles n'existent pas uniquement chez les Protistes mais aussi chez les Éponges.

c. Les cellules des Métazoaires renferment parfois des *fibres* puissantes. Dans le cas des épithéliums vibratiles, les racines ciliaires possèdent une ultrastructure périodique très semblable à celle de certaines fibres de Protozoaires (FAWCETT et PORTER, 1954). Les cellules phagocytaires de l'*Ascaris* hébergent un réseau de fibres imprégnables par le carbonate d'argent ammoniacal (HURLAUX, 1947).

d. Les réserves de *polysaccharide* sont fréquentes chez les Pluricellulaires, mais le nombre des substances est moins grand que chez les Protistes. Par contre, les différences de nature chimique sont plus importantes.

Cependant, si la plupart des organites observés chez les *Ophryoscolecidae* existent également chez les Pluricellulaires, il n'en reste pas moins que, chez ces derniers, ils ne sont jamais tous réunis dans une même cellule. Il y a toujours spécialisation morphologique et physiologique.

B. Un *Ophryoscolécide* est un organisme.

Un *Ophryoscolécide*, comme d'ailleurs n'importe quel Protiste, se différencie d'une simple cellule en ce qu'il constitue à lui seul un organisme autonome. Toutes les fonctions vitales sont assurées grâce à la présence d'organites différenciés : mouvement, nutrition, excrétion... Il peut se diviser (reproduction asexuée) ou se conjuguer (reproduction sexuée).

Deux caractères tendent tout particulièrement à rapprocher les *Ophryoscolecidae* des organismes pluricellulaires. C'est, premièrement, la présence, comme chez tous les Ciliés, d'un macronucleus. Celui-ci possède une structure bien différente de celle du micronucleus et, de plus, il ne joue aucun rôle dans les phénomènes de la conjugaison. Il disparaît totalement chez le préconjugant, qui devient alors comparable à un ovule, puis à un œuf, une fois que l'échange des pronuclei a eu lieu. Après sa division, le syncarion donne naissance à un micronucleus et à une ébauche de macronucleus. On peut voir dans cette dualité de l'appareil nucléaire une ébauche de séparation du germen et du soma.

Deuxièmement, nous avons vu que, chez les *Ophryoscolecidae*, le cytoplasme est divisé en deux parties, un ectoplasme périphérique et un endoplasme central au sein duquel s'accomplit la digestion des aliments. La paroi en est toujours complexe et les éléments qui la composent s'associent pour former l'équivalent de tissus. Le même phénomène s'observe d'ailleurs pour le revêtement externe du corps : cuticule, paroi du cytoplaste.

Faut-il en conclure qu'un *Ophryoscolécide* est un organisme acellulaire ? Nous ne le croyons pas. L'étude de son organisation montre que c'est une cellule totipotente et très évoluée. Mais l'évolution, qui, chez les Métazoaires, s'est accompagnée d'une spécialisation des cellules groupées en tissus, a comporté, chez les *Ophryoscolecidae* comme chez tous les

Protistes, l'apparition d'organites réunis dans une même cellule. Ces organites variés et parfois très complexes sont venus se juxtaposer aux éléments fondamentaux de la cellule ; ceux-ci restent cependant aisément reconnaissables, car ils conservent les caractères histochimiques et l'ultrastructure qu'on leur connaît pour tous les êtres organisés, qu'ils soient animaux ou végétaux, uni- ou pluricellulaires. On constate là une incontestable unité du monde vivant.

Résumé

Les principales espèces d'*Ophryoscolecidae*, Ciliés vivant en symbiontes dans la panse des Ruminants, ont été étudiées comparativement à la fois par les techniques de la cytologie classique et sur coupes ultrafines au microscope électronique.

1° Le travail commence par une description rapide d'une espèce choisie comme type : *Eudiplodinium medium medium* (morphologie externe et grandes lignes de l'organisation) ; il lui fait suite un aperçu systématique de la famille des *Ophryoscolecidae*, ceci afin de situer les principales espèces étudiées. La classification de l'ordre des *Entodiniomorpha* est ensuite précisée.

2° Les chapitres suivants sont consacrés à l'étude analytique des structures et des ultrastructures. La ciliature, toujours très localisée, se compose d'une seule zone adorale (*Entodinium*) ou d'une zone adorale et d'une zone dorsale (*Diplodinium*, *Epidinium*, *Ophryoscolex*). Leur disposition et leur organisation sont étudiées pour les principales espèces, ce qui permet de justifier le système taxinomique adopté. Puis leur mode de formation au cours de la division est envisagé ; les ébauches infraciliaires se développent dans l'ectoplasme et il y en a toujours deux pour la seule zone adorale.

Chaque zone vibratile est composée par une suite de courtes stries ciliaires, ou cinétiques, sous-tendues chacune par une baguette infraciliaire. La structure fine des cils, des blépharoplastes et des baguettes infraciliaires est analysée en détail et discutée.

3° Une cuticule épaisse et complexe revêt tout le corps, sauf au niveau du cytophyge, où ne subsiste qu'une mince pellicule, et dans la région du cytostome où se différencient des structures particulières retrouvées chez divers autres Ciliés.

Le cytoplasme est divisé en deux zones, l'une périphérique ou ectoplasme, l'autre centrale ou endoplasme. La première renferme les principaux organites : macronucleus, micronucleus, vacuoles contractiles, plaques squelettiques, systèmes fibrillaires. Dans la seconde se fait la digestion de la nourriture. Le sac endoplasmique communique avec l'extérieur par l'œsophage et l'ouverture buccale, d'une part, le rectum et l'anus, d'autre part. L'ensemble constitue l'équivalent d'un véritable « système digestif » aux parois complexes, dont il est fait une description détaillée.

4° Les vacuoles contractiles, toujours de grande taille, et en nombre constant pour chaque espèce, ont leur cycle caractérisé par l'existence d'un stade quiescent au milieu de la diastole. Le cytoplasme qui les

entoure est à la fois basophile et osmiphile (granulations et vésicules de tailles variées). Ces affinités tinctoriales sont sans doute dues à la présence d'ergastoplasme.

5° Sauf dans le genre *Entodinium* et le sous-genre *Diplodinium*, les Ciliés renferment de une à cinq plaques dites squelettiques, mais qui jouent peut-être surtout un rôle de réserve. Elles sont formées par une mosaïque de petits éléments polysaccharidiques ; il s'agit d'une substance apparemment originale, l'ophryoscolécine. Lors de la division des Ciliés, il y a néoformation des plaques de l'opisthe.

Chez les Ciliés bien nourris, le cytoplasme renferme en outre des grains d'amylopectine ; ceux de l'ectoplasme sont toujours plus petits que ceux de l'endoplasme. Sur les photographies électroniques, ces grains, d'aspect blanchâtre, sont le plus souvent entourés d'ergastoplasme.

6° A la base des zones ciliaires, très exactement sur les baguettes infraciliaires, sont insérées des fibres sidérophiles dites rétrociliaires, plus ou moins longues suivant les espèces et la localisation précise. Le microscope électronique montre qu'à chacune correspond un faisceau de fines fibrilles tubulaires (150 Å environ de diamètre) disposées suivant des plans parallèles.

D'autres fibres sidérophiles sont visibles chez les *Ophryoscolecidae* : anneau péri-œsophagien, fibres épisquelettiques, cordons circumciliaires, fibres rectales, fibres caudales des *Ophryoscolex*. Dans ces trois derniers cas, il s'agit de dérivés des fibres cuticulaires internes, vraisemblablement contractiles ou élastiques.

Enfin l'argent révèle un système fibrillaire hautement organisé, siégeant dans la région des zones ciliaires. Peut-être s'agit-il d'un appareil neuro-moteur, mais d'autres fonctions ne sont pas exclues.

7° Le cytoplasme des *Ophryoscolecidae* renferme des mitochondries petites et nombreuses, ainsi que des lamelles appariées d'ergastoplasme, éparses, groupées ou accolées à d'autres organites. Dans l'endoplasme se trouvent de nombreux dictyosomes ou corps de Golgi. Le rouge neutre colore des petits granules ectoplasmiques dont l'ensemble constitue le vacuome. Chaque parcelle alimentaire est enfermée dans une vacuole de l'endoplasme.

8° L'appareil nucléaire comprend un volumineux macronucleus et un petit micronucleus. Quelques observations ont été faites sur leur structure pendant l'interphase, la division et la conjugaison.

9° Toutes ces observations sont alors rassemblées et résumées afin de dégager les caractéristiques essentielles des *Ophryoscolecidae*. L'étude comparative de la morphologie des principales espèces et de leur répartition chez les différents hôtes permet d'esquisser un tableau de l'évolution de la famille.

10° Nous tentons ensuite une comparaison entre les *Ophryoscolecidae* et les autres Ciliés, en nous servant principalement des données de la microscopie électronique. Puis cette comparaison est étendue aux autres Protozoaires. On retrouve presque toujours les mêmes organites identiques

à eux-mêmes ; c'est qu'en effet ils sont caractéristiques de toutes les « cellules » et existent aussi bien chez les Protistes que chez les Végétaux ou les Animaux pluricellulaires, ce qui justifie pleinement l'emploi du terme d'Unicellulaires. Cependant, certaines inclusions, en particulier les formations fibrillaires restent bien souvent énigmatiques, car il n'est pas possible actuellement d'établir un rapport entre leur structure fine et leur fonction. Les ressemblances observées masquent très certainement des variations de structure que nos moyens de recherche ne nous permettent pas de saisir.

BIBLIOGRAPHIE

1959. ANDERSON (E.) et BEAMS (H. W.). — The cytology of *Tritrichomonas* as revealed by the electron microscope (*J. Morphol.*, **104**, p. 205-219).
1914. AWERINZEW (S.) et MUTAFOWA (R.). — Material zur Kenntnis der Infusorien aus dem Magen der Wiederkäuer (*Arch. f. Protistenk.*, **33**, p. 109-119).
1955. BANERJEE (A. J.). — Studies on parasitic Ciliates from indian Ruminants (*Proc. Zool. Soc. Bengal*, **8**, p. 87-101).
1955. BARKER (S. A.) et BOURNE (E. J.). — Composition and synthesis of the starch of *Polytomella coeca* (in: HUTNER et LWOFF, *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, vol. II, p. 45-56).
1955. BEAMS (H. W.), TAHMISIAN (T. N.) et DEVINE (R. L.). — Electron microscope studies on the cells of the malpighian tubules of the grasshopper (*Orthoptera, Acrididae*) (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **1**, p. 197-202).
1959. BEAMS (H. W.), TAHMISIAN (T. N.), DEVINE (R. L.) et ANDERSON (E.). — Studies on the fine structure of a gregarine parasitic in the gut of the grasshopper, *Melanoplus differentialis* (*J. Protozool.*, **6**, p. 136-146).
1927. BECKER (E. R.) et TALBOTT (M.). — The protozoan fauna of the rumen and reticulum of american cattle (*Iowa St. Coll. J. Sci.*, **1**, p. 345-373).
1956. BELT (W. D.) et PEASE (D. C.). — Mitochondrial structure in sites of steroid secretion (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **2**, p. 369-374).
1951. BERNHARD (W.), GAUTIER (A.) et OBERLING (Ch.). — Éléments fibrillaires de nature probablement ergastoplasmique dans le cytoplasme de la cellule hépatique, révélés au microscope électronique (*C. R. Soc. Biol.*, **145**, p. 566-568).
1952. BERNHARD (W.), HAGUENAU (F.), GAUTIER (A.) et OBERLING (Ch.). — La structure submicroscopique des éléments basophiles cytoplasmiques dans le foie, le pancréas et les glandes salivaires (*Z. Zellforsch.*, **37**, p. 281-300).
1957. BESSIS (M.) et BRETON-GORIUS (J.). — Le centriole des cellules du sang. Étude à l'état vivant et au microscope électronique (*Bull. Micr. Appl.*, **7**, p. 54-56). — 1958. Sur une structure inframicroscopique péricentriolaire. Étude au microscope électronique sur des leucocytes de Mammifères (*C. R. Acad. Sc.*, **246**, p. 1289-1291).
1936. BHATIA (B. L.). — Protozoa, Ciliophora (in: *The fauna of British India*, London).
1957. BRACHET (J.). — *Biochemical Cytology* (Academic Press Inc., New York).
1914. BRAUNE (R.). — Untersuchungen über die im Wiederkäuermagen vorkommenden Protozoen (*Arch. f. Protistenk.*, **32**, p. 110-170).
1931. BRETSCHNEIDER (L. H.). — Beiträge zur Strukturlehre der Ophryoscoleciden (*Zool. Anz.*, Suppl. **5** [*Verh. Dtsch. Zool. Ges.*], p. 324-330). — 1934. Beiträge zur Strukturlehre der Ophryoscoleciden. II (*Arch. f. Protistenk.*, **82**, p. 298-330). — 1950. Elektronenmikroskopische Untersuchung einiger Ziliaten (*Mikrosk.*, **5**, p. 257-269).
1951. BROWN (H. P.). — Note on the flagellar structure of *Chilomonas*, a Cryptomonad flagellate (*Proc. Amer. Soc. Protozool.*, **2**, p. 11).
1954. BROWN (H. P.) et COX (A.). — An electron microscope study of protozoan flagella (*Amer. Midl. Nat.*, **52**, p. 106-117).
1912. BRUMPT (E.) et JOYEUX (C.). — Sur un Infusoire nouveau, parasite du Chimpanzé, *Troglodytella abressarti* (*Bull. Soc. Pat. exot.*, **5**, p. 499-503).
- 1923 a. BUISSON (J.). — Infusoires nouveaux parasites d'Antilopes africaines (*C. R.*

- Soc. Biol.*, **89**, p. 1217-1219). — 1923 *b*. Sur quelques Infusoires nouveaux ou peu connus parasites des Mammifères (*Ann. Parasitol.*, **1**, p. 209-246). — 1924. Quelques Infusoires parasites d'Antilopes africaines (*Ibid.*, **2**, p. 155-160).
1895. BUNDLE (A.). — Ciliate Infusorien im Caecum des Pferdes (*Z. f. Wissensch. Zool.*, **60**, p. 284-350).
1955. BURGOS (M. H.) et FAWCETT (D. W.). — Studies on the fine structure of the mammalian testis. I. Differentiation of the spermatids in the cat (*Felis domestica*) (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **1**, p. 287-300). — 1956. An electron microscope study of spermatid differentiation in the toad, *Bufo arenarum* Hensel (*Ibid.*, **2**, p. 223-240).
1948. BUSH (M.) et KOFOID (C. A.). — Ciliates from the Sierra Nevada Bighorn, *Ovis canadensis sierræ* Grinnell (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, **53**, p. 237-262).
- 1880-1889. BÜTSCHLI (O.). — Protozoa (in Bronn's *Klassen und Ordnungen des Thierreichs*, **1**, Abt. 3).
- 1957 *a*. BUYAT (R.). — Formations de Golgi dans les cellules radiculaires d'*Allium cepa* L. (*C. R. Acad. Sci.*, **244**, p. 1401-1403). — 1957 *b*. Relations entre l'ergastoplasme et l'appareil vacuolaire (*Ibid.*, **245**, p. 350-352). — 1958. Recherches sur les infrastructures du cytoplasme dans les cellules du méristème apical, des ébauches foliaires et des feuilles développées d'*Elodea canadensis* (*Ann. Sci. Nat., Bot.*, **19**, p. 121-161).
1904. CAJAL (R. Y.). — El aparato tubuliforme del epitelio intestinal de los mamíferos (*Trab. Lab. Inv. Biol.*, **3**).
1960. CARASSO (N.). — Rôle de l'ergatoplasme dans l'élaboration du glycogène au cours de la formation du « paraboloïde » des cellules visuelles (*C. R. Acad. Sc.*, **250**, p. 600-602).
1950. CASPERSSON (T. O.). — *Cell growth and cell function* (Norton edit., New York).
1935. CHATTON (E.) et LWOFF (A.). — Les Ciliés Apostomes (*Arch. Zool. exp. gén.*, **77**, p. 1-453). — 1936. Techniques pour l'étude des Protozoaires (*Bull. Soc. Fr. Micr.*, **5**, p. 25-29).
1931. CHATTON (E.), LWOFF (A.) et LWOFF (M.). — La dualité figurée, substantielle et génétique des corps basaux des cils chez les Infusoires. Granule infraciliaire et corpuscule ciliaire (*C. R. Soc. Biol.*, **107**, p. 560-564).
1929. CHATTON (E.), LWOFF (A.), LWOFF (M.) et TELLIER (L.). — L'infraciliature et la continuité génétique des blépharoplastes chez l'Acinétién *Podophrya fixa* O. F. Müller (*C. R. Soc. Biol.*, **100**, p. 1191-1196).
1940. CHATTON (E.) et SÉGUÉLA (J.). — La continuité génétique des formations ciliaires chez les Ciliés Hypotriches (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, **74**, p. 349-442).
1937. CHATTON (E.) et VILLENEUVE (S.). — La division de la bouche et la formation du péristome chez les Péritriches (*Cyclochaeta astropectinus* n. sp.). Leur continuité génétique immédiate (*C. R. Acad. Sc.*, **204**, p. 538-541).
1943. CHÈVREMONT (M.) et FRÉDÉRICQ (J.). — Une nouvelle méthode de mise en évidence histochimique des substances à fonction sulfhydryle (*Arch. Biol.*, **54**, p. 589-605).
1955. CHRISTL (H.). — Beiträge zur Kenntniss der Panseninfusorien einheimischer Wiederkäuer. I. Gemse (*Rupicapra rupicapra* L.) (*Z. Parasitenk.*, **17**, p. 185-192). — 1958. *Entodinium alpinum* n. sp. (Ciliata) aus dem Pansen eines Alpensteinbockes (*Capra ibex ibex*) (*Ibid.*, **18**, p. 297-307).
1943. CLAUDE (A.). — Distribution of nucleic acids in the cell and the morphological constitution of cytoplasm (*Biol. Symposia*, **10**, p. 111-129).
1854. COLIN (G.). — *Traité de physiologie comparée des animaux domestiques* (Baillière, édit., Paris).
1956. CORLISS (J. O.). — On the evolution and systematics of Ciliated Protozoa (*Systematic Zool.*, **5**, p. 68-140). — 1957. Nomenclatural history of the higher taxa in the Subphylum Ciliophora (*Arch. f. Protistenk.*, **102**, p. 113-146). — 1959. An illustrated key to the higher groups of the ciliated Protozoa, with definition of terms (*J. Protozool.*, **6**, p. 265-281).

1956. COUTEAUX (R.). — Neurofilaments et neurofibrilles dans les fibres nerveuses de la sangsue (*Electron Microscopy. Proceedings of the Stockholm Conference*, Almquist et Wicksell, Stockholm).
1923. CRAWLEY (H.). — Evolution in the ciliate family *Ophryoscolecidae* (*Proc. Acad. Sc. Nat. Philadelphia*, **75**, p. 393-412).
- 1914 a. CUNHA (A. M. Da). — Sobre os ciliados do estomago dos ruminantes domesticos do Brazil (*Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **6**, p. 58-68). — 1914 b. Sobre os ciliados intestinaes dos Mamiferos (*Ibid.*, **6**, p. 212-215). — 1918. Sobre os ciliados intestinaes dos Mamiferos (*Brasil Medico*, **21**).
1952. DALTON (A. J.). — Preparation of tissues for study under the electron microscope (*Lab. Invest.*, **1**, p. 46-49).
1953. DALTON (A. J.) et FELIX (M. D.). — Studies on the Golgi substance of the epithelial cells of the epididymis and duodenum of the mouse (*Amer. J. Anat.*, **92**, p. 277-305). — 1956. A comparative study of the Golgi complex (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **2**, p. 79-84).
1950. DALTON (A. J.), KAHLER (H.), STRIEBICH (M. J.) et LLOYD (B.). — Finer structure of hepatic, intestinal and renal cells of the mouse as revealed by the electron microscope (*J. Natl. Cancer Inst.*, **11**, p. 439-461).
1919. DANGEARD (P. A.). — Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome (*C. R. Acad. Sc.*, **169**, p. 1005-1010).
1935. DAS-GUPTA (M.). — Preliminary observation upon the Protozoan fauna of the rumen of Indian goat, *Capra hircus* Linn. (*Arch. f. Protistenk.*, **85**, p. 153-172).
1941. DAVIS (T. G.). — Morphology and division in *Spirodictyon equi* Fiorentini (Protozoa, Ciliata) (*J. Morphol.*, **69**, p. 225-261).
1951. DEVIDÉ (Z.). — Chromosomes in Ciliates (Euciliata and *Opalinidae*) (*Bull. intern. Acad. yougoslave*, **3**, p. 75-114).
1947. DEVIDÉ (Z.) et GEITLER (L.). — Die Chromosomen der Ciliaten (*Chromosoma*, **3**, p. 110-136).
1911. DOBELL (C. C.). — The principles of Protistology (*Arch. f. Protistenk.*, **23**, p. 269).
- 1927-1929. DOFLEIN (F.) et REICHENOW (E.). — *Lehrbuch der Protozoenkunde* (5^e édition, G. Fischer, Iena). — 1949-1953. 6^e édition.
1923. DOGIEL (V. A.). — Cellulose als Bestandteil des Skeletts bei einigen Infusorien (*Biol. Zentrabl.*, **43**, p. 289-291). — 1925 a. Nouveaux Infusoires de la famille des Ophryoscolécides parasites d'Antilopes africaines (*Ann. Parasitol.*, **3**, p. 116-142). — 1925 b. Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien (speziell bei den Ophryoscoleciden). Neue Tatsachen und theoretische Erwägungen (*Arch. f. Protistenk.*, **50**, p. 283-442). — 1925 c. Neue parasitische Infusorien aus dem Magen des Renntieres (*Rangifer tarandus*) (*Arch. Russes Prot.*, **4**, p. 43-65). — 1926. Sur quelques Infusoires nouveaux habitant l'estomac du Dromadaire (*Camelus dromedarius*) (*Ann. Parasitol.*, **4**, p. 241-271). — 1927. Monographie der Familie *Ophryoscolecidae* (*Arch. f. Protistenk.*, **59**, p. 1-288). — 1928. La faune d'Infusoires habitant l'estomac du Buffle et du Dromadaire (*Ann. Parasitol.*, **6**, p. 328-338). — 1932. Beschreibung einiger neuer Vertreter der Familie *Ophryoscolecidae* aus africanischer Antilopen nebst Revision der Infusorien fauna afrikanischer Wiederkäuer (*Arch. f. Protistenk.*, **77**, p. 92-107). — 1934. Angaben über die *Ophryoscolecidae* des Wildschafes aus Kamtschatka, des Elches und des Yaks, nebst deren zoogeographischers Verweitung (*Ibid.*, **82**, p. 290-297). — 1935. Eine Notiz über die Infusorien des Renntiermagens (*Trans. Artic. Inst. Leningrad*, **24**, p. 142-148). — 1947. The phylogeny of the Infusorians of Ruminants in the light of paleontological and parasitological data (*Quart. J. Microsc. Sc.*, **88**, p. 337-343). — 1951. *General Protistology* (Sovetskaya Nauka, Moscou).
1925. DOGIEL (V. A.) et FEDOROWA (T.). — Ueber den Bau und die Funktion des inneren Skeletts der *Ophryoscolecidae* (*Zool. Anz.*, **62**, p. 97-107).
1952. DRAGESCO (J.) et BEYERSDORFER (K.). — Étude comparative des trichocystes de sept espèces de Paramécies (*Congrès de Microscopie électronique*, Éditions de la Revue d'Optique, Paris).

1933. DUBOSCQ (O.) et GRASSÉ (P.-P.). — L'appareil parabasal des Flagellés (*Arch. Zool. exp. gén.*, **73**, p. 381-621).
1957. DUVE (C. DE). — Les lysosomes : un nouveau groupe de granules cytoplasmiques (*J. Physiol.*, **49**, p. 113-115).
1895. EBERLEIN (R.). — Ueber die im Wiederkäuermagen vorkommenden ciliaten Infusorien (*Z. f. Wissenschaft. Zool.*, **59**, p. 233-304).
1926. FANTHAM (H. B.). — Some parasitic Protozoa found in South Africa (*S. Afr. J. Sci.*, **23**, p. 560-570).
1925. FAURÉ-FRÉMIET (E.). — La structure permanente de l'appareil excréteur chez quelques Vorticellides (*C. R. Soc. Biol.*, **93**, p. 500-503). — 1950. Morphologie comparée et systématique des Ciliés (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **75**, p. 109-122). — 1953. La bipartition énantiotrope chez les Ciliés Oligotriches (*Arch. Anat. Micr. Morphol. Exp.*, **42**, p. 209-255). — 1956. Microscopie électronique de quelques Ciliés (présentation de quelques documents photographiques) (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **81**, p. 9-11). — 1957. Finer morphology of microorganisms (*Ann. Rev. Microbiol.*, **11**, p. 1-6). — 1958. Ultrastructures et différenciations protoplasmiques chez les Ciliata (*XVth Intern. Congress Zool.*, London, p. 475).
1957. FAURÉ-FRÉMIET (E.) et ROUILLER (Ch.). — La réorganisation macronucléaire chez les Euplotes. Étude au microscope électronique (*Exp. Cell. Res.*, **12**, p. 135-144). — 1958 a. Réseau canaliculaire dans les myonèmes endoplasmiques de quelques Ciliés (*C. R. Acad. Sci.*, **246**, p. 2039-2042). — 1958 b. Myonèmes et cinétodesmes chez les Ciliés du genre *Stentor* (*Bull. Micr. Appl.*, **8**, p. 117-119). — 1959. Le cortex de la vacuole contractile et son ultrastructure chez les Ciliés (*J. Protozool.*, **6**, p. 29-37).
- 1956 a. FAURÉ-FRÉMIET (E.), ROUILLER (Ch.) et GAUCHERY (M.). — L'appareil squelettique et myoïde des Urcéolaires ; étude au microscope électronique (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **81**, p. 77-84). — 1956 b. Les structures myoïdes chez les Ciliés. Étude au microscope électronique (*Arch. Anat. Micr.*, **45**, p. 139-161).
1958. FAWCETT (D. W.). — The structure of the Mammalian spermatozoon (*Internat. Rev. Cytol.*, **7**, p. 195-234).
1954. FAWCETT (D. W.) et PORTER (K. R.). — A study of the fine structure of ciliated epithelia (*J. Morphol.*, **94**, p. 221-282).
1947. FERNANDEZ-GALIANO (D.). — Observaciones citológicas sobre las Opalinas (*Trab. Inst. Cienc. Nat. « Jose de Acosta »*, **1**, p. 353-422). — 1949. Sobre el aparato neuromotor y otras estructuras protoplasmáticas de *Ophryoscolex purkinjei* Stein (*Ibid.*, **2**, p. 253-302). — 1952. Los sistemas fibrilares de las especies del genero *Balantidium*. I. *Balantidium elongatum* (*Ibid.*, **4**, p. 5-36). — 1955 a. II. *Balantidium entozoon* y *Balantidium galianoii* (*Ibid.*, **4**, p. 71-92). — 1955 b. El aparato neuromotor de *Eudiplodinium maggii* Fior. (*Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat.*, **53**, p. 53-70). — 1958. La infraciliation en *Polyplastron multivesiculatum* y su generis durante 1 division del ciliado (*Ibid.*, **56**, p. 89-102).
1889. FIORENTINI (A.). — *Intorno ai protisti dello stomaco dei bovini* (Pavia). — 1890 a. Intorno ai protisti dello stomaco dei bovi (*Boll. Sci.*, **11**, p. 87-91). — 1890 b. Sur les Protistes de l'estomac des Bovidés (*J. Micrographie*, **14**, p. 23-28 ; 79-83 ; 178-183). — 1890 c. Intorno ai protisti dell'intestino degli equini (*Boll. Scient.*, **12**, p. 7-17 et 51-60).
1953. FORSYTH (G.) et HIRST (E. L.). — Protozoal polysaccharides. Structure of the polysaccharide produced by the Ciliates present in sheep's rumen (*J. Chem. Soc.*, p. 2132-2135).
1953. FORSYTH (G.), HIRST (E. L.) et OXFORD (A. E.). — Protozoal polysaccharides. Structure of a polysaccharide produced by *Cycloposthium* (*J. Chem. Soc.*, p. 2030-2033).
1958. GABE (M.). — Caractères histochimiques des parasomes de certaines cellules glandulaires (*C. R. Acad. Sci.*, **247**, p. 1907-1909).
1897. GARNIER (Ch.). — Les « filaments basaux » des cellules glandulaires (*Bibliographie Anat.*, **5**, p. 278). — 1899. *Contribution à l'étude de la structure des cellules glandulaires séreuses. Du rôle de l'ergastoplasme dans la sécrétion* (Thèse, Nancy).

1918. GASSOWSKY (G.). — Sur la faune intestinale des Chevaux (*Trav. Soc. Nat. Petrograd*, **49**, p. 20-36). — 1925. Infusoria of the spotted deer (*Cervus hortulorum*) (*Bull. Inst. Loc. Scient. Res. Vladivostok*, **2**).
1929. GATENBY (J. B.). — Study of Golgi apparatus and vacuolar system of *Cavia*, *Helix* and *Abraxas*, by intravital methods (*Proc. R. Soc. London*, **104**, p. 302-321). — 1938. The evolution of the cytoplasmic apparatus of the cell (in: *Evolution*, Oxford).
1955. GATENBY (J. B.), DALTON (A. J.) et FELIX (M. D.). — The contractile vacuole of parazoa and protozoa, and the Golgi apparatus (*Nature*, **176**, p. 301-302).
1925. GATENBY (B.) et KING (S. D.). — The nature of the contractile vacuole (*Nature*, **115**, p. 157).
1957. GATENBY (J. B.) et TAHMISTIAN (T. N.). — The contractile vacuoles and Golgi apparatus of *Ephydatia fluviatilis* : an electron microscope study (*J. R. Micr. Soc.*, **77**, p. 107-115).
1925. GELEI (J. V.). — Nephridialapparat bei den Protozoen (*Biol. Zentralbl.*, **45**, p. 676-683). — 1928. Nochmals über den Nephridialapparat bei den Protozoen (*Arch. f. Protistenk.*, **64**, p. 479-494).
1932. GELEI (J.) et SEBESTYEN (O.). — Einige Bemerkungen zum Bau und Funktion der Syncilien bei den Darmciliaten, besonders der Entodiniomorpha (*Acta Biol.*, **2**, p. 141-161).
1898. GOLGI (C.). — Sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux (*Arch. Ital. Biol.*, **30**, p. 60-71).
1956. GOMORI (G.). — Histochemical methods for proteinbound sulphydryl and disulfide groups (*Quart. J. Microsc. Sc.*, **97**, p. 1-9).
1926. GRASSÉ (P.-P.). — Contribution à l'étude des Flagellés parasites (*Arch. Zool. exp. gén.*, **65**, p. 345-602). — 1952. *Traité de Zoologie*, tome I, fascicule 1 (Protozoaires) (Masson, Paris). — 1956 a. L'appareil parabasal et l'appareil de Golgi sont un même organite. Leur ultrastructure, leurs modes de sécrétion (*C. R. Acad. Sc.*, **242**, p. 858-861). — 1956 b. L'ultrastructure de *Pyronympha vertens* (Zooflagellata Pyronymphina) : les flagelles et leur coaptation avec le corps, l'axostyle contractile, le paraxostyle, le cytoplasme (*Arch. Biol.*, **77**, p. 595-611). — 1957 a. L'appareil de Golgi des Protozoaires et son ultrastructure comparée à celle des Métazoaires (*Electron Microscopy. Proceedings of the Stockholm Conference*, p. 143-145). — 1957 b. Ultrastructure, polarité et reproduction de l'appareil de Golgi (*C. R. Acad. Sci.*, **245**, p. 1278-1281). — 1959. Sur l'ultrastructure des chromosomes (in: J. A. THOMAS, *Problèmes d'ultrastructures et de fonctions nucléaires*, Masson, Paris).
1955. GRASSÉ (P.-P.), CARASSO (N.) et FAVARD (P.). — Les dictyosomes (appareil de Golgi) et leur ultrastructure (*Ibid.*, **241**, p. 1243-1245). — 1956. Les ultrastructures cellulaires au cours de la spermatogenèse de l'Escargot (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, (11) **17**, p. 339-380).
1957. GRASSÉ (P.-P.) et DRAGESCO (J.). — L'ultrastructure du chromosome des Péri-diniens et ses conséquences génétiques (*C. R. Acad. Sc.*, **245**, p. 2447-2452).
1941. GRASSÉ (P.-P.) et HOLLANDE (A.). — Vacuoles pulsatiles et appareil de Golgi dans l'évolution de la cellule (*Arch. Zool. exp. gén.*, **82**, p. 301-319).
1958. GRASSÉ (P.-P.) et THÉODORIDÈS (J.). — La présence de l'ergastoplasme chez les Protozoaires (Cas des Grégarines) (*C. R. Acad. Sci.*, **246**, p. 1352-1353). — 1959. Recherches sur l'ultrastructure de quelques Grégarines (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, (12) **1**, p. 237-252).
1956. GRASSÉ (P.-P.), TUZET (O.) et CARASSO (N.). — Ultrastructure du spermatozoïde aberrant d'un Iule, *Spirostreptus castaneus* Attems (Myriapode Diplopode), avec des remarques sur les chromosomes (*C. R. Acad. Sc.*, **243**, p. 337-343).
1956. GRELL (K. G.). — *Protozoologie* (Springer Verlag, Berlin).
1958. GRIMSTONE (A. V.). — Aspects of cytoplasmic organisation in *Trichonympha* (*XVth Int. Cong. Zool.*, London, p. 480-482). — 1959. Cytoplasmic membranes and the nuclear membrane in the Flagellate *Trichonympha* (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **6**, p. 369-378).

1843. GRUBY (D.) et DELAFOND (O.). — Sur les animalcules se développant dans l'estomac et dans les intestins peu avant la digestion des animaux herbivores et carnivores (*C. R. Acad. Sc.*, **17**, p. 1304-1308, et *Recueil de médecine vétérinaire pratique*, **20**, p. 859-866).
1934. GUILLIERMOND (A.). — *Le système vacuolaire ou vacuome*. (Hermann, Paris).
1899. GÜNTHER (A.). — Untersuchungen über die im Magen unserer Wiederkäuer vorkommenden Wimperinfusorien (*Z. f. Wissensch. Zool.*, **65**, p. 529-572). — 1900. Weitere Beiträge zur Kenntniss des feineren Baus einiger Infusorien aus dem Wiederkäuermagen und dem Caecum des Pferdes (*Z. f. Wiss. Zool.*, **67**, p. 640-662).
1866. HAECKEL (E.). — *Generelle Morphologie* (Berlin).
1958. HAGUENAU (F.). — The ergastoplasm: its history, ultrastructure and biochemistry (*Intern. Rev. Cytol.*, **7**, p. 425-483).
1955. HAGUENAU (F.) et BERNHARD (W.). — L'appareil de Golgi dans les cellules normales et cancéreuses de Vertébrés. Rappel historique et étude au microscope électronique (*Arch. Anat. Micr. Morphol. Exper.*, **44**, p. 27-55).
1931. HALL (R. P.). — Vacuome and Golgi apparatus in the ciliate *Stylonychia* (*Zeit. Zell. mikr. Anat.*, **13**, p. 770-782). — 1953. *Protozoology* (Prentice Hall inc., New York).
1956. HARVEN (E. DE) et BERNHARD (W.). — Étude au microscope électronique de l'ultrastructure du centriole chez les Vertébrés (*Z. Zellforsch.*, **45**, p. 378-398).
1918. HASSELMANN (G.). — Sobre os ciliados intestinaes dos Mamiferos (*Brazil-Medico*, **32**, p. 41-81).
1930. HAYE (A.). — Ueber den Exkretionsapparat bei den Protisten, nebst Bemerkungen über einige andere feinere Strukturverhältnisse untersuchten Arten (*Arch. f. Protistenk.*, **70**, p. 1-86).
1953. HEALD (P. J.) et OXFORD (A. E.). — Fermentation of soluble sugars by anaerobic heliothrich ciliates protozoa of the genera *Isotricha* and *Dasytricha* (*Biochem. J.*, **153**, p. 506-512).
1897. HENNEGUY (L. F.). — Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes (*Arch. Anat. Micr.*, **1**, p. 481-496).
1939. HIRSCH (G. C.). — *Form und Stoffwechsel der Golgi-Körper* (Bornträger, Berlin).
1914. HIRSCHLER (J.). — Ueber die Plasmastrukturen (Golgischer Apparat, Mitochondrien, u. a.) in den Tunicaten- Spongien- und Protozoenzellen (*Anat. Anz.*, **47**, p. 289-311). — 1918. Ueber den Golgischen Apparat embryonaler Zellen (*Arch. f. Mikr. Anat.*, **91**). — 1927. Studien über die sich mit Osmium schwärzbenden Plasmakomponenten (Golgi apparatus, Mitochondrien) einiger Protozoenarten, nebst Bemerkungen über die Morphologie der ersten von ihnen im Tierreiche (*Z. f. Zellforsch. Mikr. Anat.*, **7**, p. 704-786).
1937. HOARE (C. A.). — A new Cycloposthiid ciliate (*Triplumaria hamertoni* gen. n., sp. n.) parasitic in the Indian Rhinoceros (*Parasitol.*, **29**, p. 559-569).
1956. HOVASSE (R.). — Le vacuome animal (*Protoplasmatologia*, **3**, D 2, p. 1-37).
1930. HSIUNG (T. S.). — A monograph on the Protozoa of the large intestine of the Horse (*Iowa St. Col. Journ.*, **4**, p. 356-423). — 1931. The protozoan fauna of the rumen of the chinese sheep (*Bull. Fan. Mem. Inst. Biol.*, **2**, p. 29-43). — 1932. A general survey of the protozoan fauna of the rumen of the chinese cattle (*Ibid.*, **2**, p. 87-107).
1942. HUNGATE (R. E.). — The culture of *Eudiplodinium neglectum* with experiments on the digestion of cellulose (*Biol. Bull.*, **83**, p. 303-319). — 1943. Further experiments on cellulose digestion by the protozoa in the rumen of cattle (*Ibid.*, **84**, p. 157-163). — 1955. Mutualistic intestinal Protozoa (in: HUTNER et LWOFF, *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, **2**, p. 159-199, Academic Press Inc., New York).
1947. HURLAUX (R.). — Recherches sur les cellules dites phagocytaires de l'Ascaride du Cheval (*Parascaris equorum* Goeze) (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, (11) **9**, p. 155-226).
1955. HUTNER (S. H.) et LWOFF (A.). — *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, **2** (Academic Press Inc., New York).
1931. JACOBSON (I.). — Fibrilläre Differenzierungen bei Ciliaten (*Arch. f. Protistenk.*, **75**, p. 31-100).

1946. JAKUS (M. A.) et HALL (C. E.). — Electron microscope observations of the trichocysts and cilia of *Paramecium* (*Biol. Bull.*, **91**, p. 141-144).
1925. JAMESON (A. P.). — A note on the ciliates from the stomach of the mouse deer (*Tragulus meminna*) with the description of *Entodinium ovalis* n. sp. (*Parasitol.*, **17**, p. 405-409).
1933. JIROVEG (O.). — Beobachtung über die Fauna des Rindenpansens (*Z. Parasitenk.*, **5**, p. 584-591).
1926. JOYET-LAVERGNE (P.). — Recherches sur le cytoplasme des Sporozoaires (*Arch. Anat. micr.*, **22**, p. 1).
1956. KANTOR (S.). — The infraciliature in the *Ophryoscolecidae* and its morphogenetic and phylogenetic significance (*J. Protozool.*, **3** [suppl.], p. 2).
1935. KIL (S.). — Recherches expérimentales sur la variabilité et le polymorphisme du genre *Diplodinium* (Ophryoscolécidés) [en russe] (*Bull. Sc. Inst. Pedag. Herzen*, **1**, p. 96-100).
1956. KITCHING (J. A.). — Contractile vacuoles of Protozoa (*Protoplasmatologia*, **3**, D 3, p. 1-45).
1935. KOFOID (Ch. A.). — On two remarkable ciliate Protozoa from the caecum of the indian elephant (*Proc. Nation. Acad. Sc.*, **21**, p. 501-506).
1930. KOFOID (Ch. A.) et MAC LENNAN (R. F.). — Ciliates from *Bos indicus* Linn. I. The genus *Entodinium* Stein. (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, **33**, p. 471-544). — 1932. II. A revision of *Diplodinium* Schuberg (*Ibid.*, **37**, p. 53-152). — 1933. III. *Epidinium* Crawley, *Epiplastron* gen. nov., *Ophryoscolex* Stein (*Ibid.*, **39**, p. 1-34).
1929. KRASCHENNINIKOW (S.). — Zur Frage des Lipoidenexkretionsapparats einiger Infusorienarten aus der Familie *Ophryoscolecidae* (*Z. f. Zellforsch. Mikr. Anat.*, **8**, p. 470-483). — 1955. Observations on the morphology and division of *Eudiplodinium neglectum* Dogiel (Ciliata Entodiniomorpha) from the stomach of a Moose (*Alces americana*) (*J. Protozool.*, **2**, p. 124-134).
1952. KRÜGER (F.) et WOHLFARTH-BOTTERMANN (K. E.). — Elektronenoptische Beobachtungen an Ciliatenorganellen (*Mikroskopie*, **7**, p. 121-130).
1935. KUBIKOVA (M.). — Infusorien aus dem Pansen von *Cervus elaphus* L. (*Zool. Anz.*, **3**, p. 175-177).
1954. KUDO (R. R.). — *Protozoology* (4th edition, Charles C. Thomas, Springfield).
1958. LANCE (A.). — Infrastructure des cellules du méristème apical et les jeunes ébauches foliaires de *Chrysanthemum segetum* L. (Composées) (*Ann. Sci. Nat., Bot.*, **19**, p. 164-202).
1958. LATTEUR (B.). — Les Ciliates *Polydiniinae* : *Thoracodinium vorax* n. gen., n. sp. (*La Cellule*, **59**, p. 271-296).
1953. LAZAROW (A.) et COOPERSTEIN (S.). — Studies on the mechanism of janus green B staining of mitochondria (*Exp. Cell Res.*, **5**, p. 56-97).
1950. LE CALVEZ (J.). — Recherches sur les Foraminifères. II. Place de la méiose et sexualité (*Arch. Zool. exp. gén.*, **87**, p. 211-244).
1956. LEVER (J. D.). — Physiologically induced changes in adrenal mitochondria (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **2**, p. 313-318).
1953. LISON (L.). — *Histochimie et cytochimie animale. Principes et méthodes* (Gauthier-Villars, Paris).
- 1957 a. LUBINSKY (G.). — Studies on the evolution of the *Ophryoscolecidae* (Ciliata : *Oligotricha*). I. A new species of *Entodinium* with « *caudatum* », « *loboso-spinosum* » and « *dubardi* » forms, and some evolutionary trends in the genus *Entodinium* (*Canad. J. Zool.*, **35**, p. 111-133). — 1957 b. II. On the origin of the higher *Ophryoscolecidae* (*Ibid.*, **35**, p. 135-140). — 1957 c. III. Phylogeny of the *Ophryoscolecidae* based on their comparative morphology (*Ibid.*, **35**, p. 141-159).
1958. LUDVIK (J.). — Morphology of *Toxoplasma gondii* in electron microscope (*Vest. ceskosl. Spol. zool.*, **22**, p. 130-136).
1956. LUFT (J. H.). — Permanganate, a new fixative for electron microscopy (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **2**, p. 797-801).
1933. MAC LENNAN (R. F.). — The pulsatory cycle of the contractile vacuoles in the

- Ophryoscolecidae*, ciliates from the stomach of cattle (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, **39**, p. 205-246). — 1934. The morphology of glycogen reserves in *Polyplastron* (*Arch. f. Protistenk.*, **81**, p. 412-419). — 1936. Ciliates from the stomach of muledeer (*Trans. Amer. Micr. Soc.*, **54**, p. 181-188).
1952. MASSON (M. J.), IGGO (A.), REID (R. S.) et MANN (G. F.). — Galvanotropic fractionation of rumen ciliates (*J. R. Micr. Soc.*, **72**, p. 67-69).
1953. MAZIA (D.), BREWER (P. A.) et ALFERT (M.). — The cytochemical staining and mesurement of protein with mercuric bromophenol blue (*Biol. Bull.*, **104**, p. 57-67).
1953. METZ (C. B.), PITEKKA (D. R.) et WESTFALL (J. A.). — The fibrillar systems of ciliates as revealed by the electron microscope. I. *Paramecium* (*Biol. Bull.*, **104**, p. 408-425).
1954. METZ (C. B.) et WESTFALL (J. A.). — II. *Tetrahymena* (*Ibid.*, **107**, p. 106-122).
1940. MORIGGI (M.). — Nuovi *Ophryoscolecidae* (*Boll. Zool.*, Torino, **11**, p. 187-190). — 1941. Recherche sugli infusori dei rumanti italiani (*Arch. Zool. Ital.*, **29**, p. 369-412). — 1949. Missione biologica Sagan Omo. *Protozoa ciliata parasitica* (*Riv. Biol. Colon.*, **10**, p. 103-134).
1924. NASSONOV (D.). — Der Exkretionsapparat (Kontraktile Vakuole) der Protozoa als Homologen des Golgischen Apparatus des Metazoozellen (*Arch. Mikr. Anat. Entwicklung.*, **103**, p. 438-482). — 1925. Zur Frage über den Bau und die Bedeutung des Lipoiden Exkretionsapparats bei Protozoa (*Chilodon, Dogiella*) (*Z. Zellforsch. Mikr. Anat.*, **2**, p. 87-97).
1959. NELSON (L.). — Cytochemical studies with the electron microscope. II. Succinic dehydrogenase in rat spermatozoa (*Exp. Cell Res.*, **16**, p. 403-410).
1949. NEWMAN (S. B.), BORYSKO (E.) et SWERDLOW (M.). — New sectioning techniques for light and electron microscopy (*Science*, **110**, p. 66-68).
- 1956 a. NOIROT-TIMOTHÉE (C.). — Les structures infraciliaries chez les *Ophryoscolecidae*. I. Étude du genre *Epidinium* Crawley (*C. R. Acad. Sc.*, **242**, p. 1076-1078). — 1956 b. II. Étude du genre *Ophryoscolex* Stein (*Ibid.*, **242**, p. 2865-2867). — 1956 c. La structure de la cuticule chez les *Ophryoscolecidae* (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, **81**, p. 44-47). — 1956 d. La limite ectoplasme-endoplasme chez *Eudiplodinium medium* (Infusoires *Ophryoscolecidae*) (*Ibid.*, **81**, p. 47-52). — 1956 e. Le parc national du Niokolo Koba. XVII. Infusoires du rumen de quelques Antilopes (*Mem. I. F. A. N.*, **48**, p. 259-266). — 1957. L'ultrastructure de l'appareil de Golgi des Infusoires *Ophryoscolecidae* (*C. R. Acad. Sc.*, **244**, p. 2847-2849). — 1958 a. Étude au microscope électronique des fibres rétrociliaries des *Ophryoscolecidae* : leur ultrastructure, leur insertion, leur rôle possible (*Ibid.*, **246**, p. 1286-1289). — 1958 b. L'ultrastructure du blépharoplaste des Infusoires Ciliés (*Ibid.*, **246**, p. 2293-2295). — 1958 c. L'ultrastructure de la limite ectoplasme-endoplasme et des fibres formant le caryophore chez les Ciliés du genre *Isotricha* Stein (Holotriches Trichostomes) (*Ibid.*, **247**, p. 692-695). — 1958 d. Quelques particularités de l'ultrastructure d'*Opalina ranarum* (Protozoa, Flagellata) (*Ibid.*, **247**, p. 2445-2447). — 1959 a. Recherches sur l'ultrastructure d'*Opalina ranarum* (*Ann. Sci. Nat., Zool.*, [12] **1**, p. 265-281). — 1959 b. *Diplodinium moucheti* n. sp. Remarques sur l'évolution des *Ophryoscolecidae* en Afrique (*Ibid.*, [12] **1**, p. 331-337).
1957. NOIROT-TIMOTHÉE (C.) et COUTURIER (M.). — Sur deux nouvelles formes d'Infusoires *Ophryoscolecidae* trouvées chez le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex* L. 1758) (*C. R. Acad. Sc.*, **244**, p. 804-806).
1959. OBERLING (Ch.). — The structure of cytoplasm (*Intern. Rev. Cytol.*, **8**, p. 1-31).
1955. OXFORD (A. E.). — The rumen ciliate protozoa: their chemical composition, metabolism, requirements for maintenance and culture, and physiological significance for the host (*Exper. Parasitol.*, **4**, p. 569-605).
1952. PALADE (G. E.). — A study of fixation for electron microscopy (*J. Exp. Med.*, **95**, p. 285-298). — 1953. An electron microscope study of the mitochondrial structure (*J. Histochem. Cytochem.*, **1**, p. 188-211). — 1955. A small particulate component of the cytoplasm (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **1**, p. 59-68). — 1956. The endoplasmic

- reticulum (*Ibid.*, **2**, p. 85-98). — 1958. Microsomes and ribonucleoprotein particles (in : *Microsomal particles and protein synthesis*, Pergamon Press).
1958. PALAY (S. L.). — The morphology of secretion (in: *Frontiers in Cytology*, p. 305-342, Yale University Press, New Haven).
1958. PAPPAS (G. D.) et BRANDT (P. W.). — The fine structure of the contractile vacuole in amoeba (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **4**, p. 485-488). — 1959. Mitochondria. I. Fine structure of the complex patterns in the mitochondria of *Pelomyxa carolinensis* Wilson (*Chaos chaos* L.) (*Ibid.*, **6**, p. 85-90).
1928. PARAT (M.). — Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme (*Arch. Anat. Micr.*, **24**, p. 73-357).
1916. PÉNARD (E.). — Le *Strombidium mirabile* (*Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, **38**, p. 227-251).
1910. PERRONCITO (A.). — Contributo allo studio della biologia cellulare (*Arch. Ital. Biol.*, **54**, p. 307-345).
1949. PITELKA (D. R.). — Observations of flagellum structure in Flagellata (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, **53**, p. 377-430). — 1958. Comparative morphology of the ciliary apparatus (*XVth Int. Cong. Zool.*, London, p. 473-475).
1958. PITELKA (D. R.) et SCHOOLEY (C. N.). — The fine structure of the flagellar apparatus in *Trichonympha* (*J. Morphol.*, **102**, p. 199-246).
1913. POCHE (F.). — Das System der Protozoen (*Arch. f. Protistenk.*, **30**, p. 125-321).
1934. POLJANSKY (G.) et STRELKOW. — Beobachtungen über die Variabilität einiger *Ophryoscolecidae* (Infusoria Entodiniomorpha) in Klonen (*Zool. Anz.*, **107**, p. 215-220). — 1938. Étude expérimentale sur la variabilité de quelques Ophryoscolécidés (*Arch. Zool. exp. gén.*, **80**, p. 1-23).
1955. POTTS (B. P.) et TOMLIN (S. G.). — The structure of Cilia (*Biochim. Biophys. Acta*, **16**, p. 66-74).
1958. PUYTORAC (P. DE). — Origine infraciliaire des fibres squelettiques de certains Infusiores Astomes et présence d'un ergastoplasme chez ces Ciliés (*C. R. Acad. Sc.*, **246**, p. 3186-3188). — 1959. Le cytosquelette et les systèmes fibrillaires du Cilié *Metaradiophrya gigas* de Puytorac, d'après étude au microscope électronique (*Arch. Anat. Micr. Morphol. exp.*, **48**, p. 49-62).
1959. PYNE (C. K.). — L'ultrastructure de *Cryptobia heliciis* (Flagellé, Fam. *Bodonidae*) (*C. R. Acad. Sc.*, **248**, p. 1410-1413). — 1960. L'ultrastructure de l'appareil basal des flagelles chez *Cryptobia heliciis* (Flagellé, *Bodonidae*) (*C. R. Acad. Sc.*, **250**, p. 1912-1914).
1956. RANDALL (J. T.). — Fine structure of some ciliate protozoa (*Nature*, **178**, p. 9-14). — 1957. The fine structure of the Protozoan *Spirostomum ambiguum*. In : *Mitochondria and other cytoplasmic inclusions* (*Symp. of the Soc. for Exper. Biol.*, **10**, p. 185-195).
1958. RANDALL (J. T.) et FITTON-JACKSON (S.). — Fine structure and function in *Stentor polymorphus* (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **4**, p. 807-830).
1930. REES (C. W.). — Is there a neuromotor apparatus in *Diplodinium ecaudatum*? (*Science*, **71**, p. 369). — 1931. The anatomy of *Diplodinium medium* (*J. Morphol.*, **54**, p. 195-215).
1920. REICHENOW (E.). — Die Wiederkäufer Infusorien Verwandte Formen aus Gorilla und Schimpanze (*Arch. f. Protistenk.*, **41**, p. 1-33).
1956. RHODIN (J.) et DALHAMN (T.). — Electron microscopy of the tracheal ciliated mucosa in Rat (*Z. Zellforsch. Mikr. Anat.*, **44**, p. 345-412).
1926. RIO HORTEGA (P. DEL). — Manera sencilla de tenir epiteliofibrillas y ciertos reticulos protoplasmaticos de difícil demonstracion (*Bol. Roy. Soc. Esp. Hist. Nat.*, **26**, p. 107-113).
1956. ROTH (L. E.). — Aspects of ciliary fine structure in *Euplotes patella* (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **2**, p. 235-240). — 1957. An electron microscope study of the cytology of the protozoan *Euplotes patella* (*Ibid.*, **3**, p. 985-1000). — 1958 a. A filamentous component of protozoa fibrillar systems (*J. Ultrastruct. Res.*, **1**, p. 223-234). — 1958 b. Observations on division stages in the protozoan hypotrich *Stylonychia* (in :

- 4^e Congrès Internat. Microsc. Électron., Berlin). — 1959. An electron microscope study of the cytology of the protozoan *Peranema trichophorum* (*J. Protozool.*, **6**, p. 107-120).
- 1957 a. ROUILLER (Ch.) et FAURÉ-FRÉMIET (E.). — Ultrastructure réticulée d'une fibre squelettique chez un Cilié (*J. Ultrastruct. Res.*, **1**, p. 1-13). — 1957 b. L'ultrastructure des trichocystes fusiformes de *Frontonia atra* (*Bull. Micr. Appl.*, **7**, p. 135-139). — 1958 a. Structure fine d'un Flagellé chrysomonadien : *Chromulina psammobia* (*Exper. Cell Res.*, **14**, p. 47-67). — 1958 b. Ultrastructure des cinétosomes à l'état de repos et à l'état cilifère chez un Cilié Péritriche (*J. Ultrastruct. Res.*, **1**, p. 289-294).
1956. ROUILLER (Ch.), FAURÉ-FRÉMIET (E.) et GAUCHERY (M.). — Origine ciliaire des fibrilles scléroprotéiques pédonculaires chez les Ciliés Péritriches. Étude au microscope électronique (*Exper. Cell Res.*, **11**, p. 527-541). — 1957. The pharyngeal protein fibres of the ciliates (*Electron Microscopy, Proceedings of the Stockholm Conference*, p. 216-218).
1956. RUDZINSKA (M. A.). — Further observations on the fine structure of the macronucleus in *Tokophrya infusionum* (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **2**, p. 425-430). — 1958. An electron microscope study of the contractile vacuole in *Tokophrya infusionum* (*Ibid.*, **4**, p. 195-202).
1957. SAGER (R.) et PALADE (G. E.). — Structure and development of the chloroplast in *Chlamydomonas*. I. The normal green cell (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **3**, p. 463-488).
1959. SCHNEIDER (L.). — Neue Befunde über den Feinbau des Cytoplasmas von *Paramecium* nach Einbettung in Vestopal w. (*Z. Zellforsch.*, **50**, p. 61-77).
1959. SCHNEIDER (L.) et WOHLFARTH-BOTTERMANN (K. E.). — Protistenstudien. IX. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Amöben unter besonderer Berücksichtigung der Feinstruktur des Cytoplasmas (*Protoplasma*, **51**, p. 377-389).
1888. SCHUBERG (A.). — Die Protozoen des Wierderkäuermagens (*Zool. Jahrb.*, **3**, p. 365-418). — 1891. Ueber einige Organisationsverhältnisse der Infusorien des Wierderkäuermagens (*Sitzung. Würzburger Physik. Medic. Gesellsch.*, p. 122-137).
1924. SCHULZE (P.). — Der Nachweiss und die Verbreitung des Chitins mit einem Anhang über das Komplizierte Verdauungssystem der Ophryoscoleciden (*Z. f. Morphol. Okol. Tiere*, **2**, p. 643-666). — 1927. Noch einmal die « Skelettplatten » der Ophryoscoleciden (*Ibid.*, **7**, p. 670-689).
1955. SEDAR (A. W.) et PORTER (K. R.). — The fine structure of cortical components of *Paramecium multimicronucleatum* (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **1**, p. 583-604).
1956. SEDAR (A. W.) et RUDZINSKA (M. A.). — Mitochondria of Protozoa (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **2**, p. 331-336).
1914. SHARP (R.). — *Diplodinium ecaudatum* with an account of its neuromotor apparatus (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, **13**, p. 43-122).
1956. SJÖSTRAND (F. S.). — The ultrastructure of cells by the electron microscope (*Internat. Rev. Cytol.*, **5**, p. 455-553).
1946. SLADECEK (F.). — *Ophryoscolecidae* from the stomach of *Cervus elaphus* L., *Dama dama* L. and *Capreolus capreolus* L. (*Vest. Českoslov. Zool. Spolecn.*, **10**, p. 201-231).
1958. SOTELO (J. R.) et TRUJILLO-CENOZ (O.). — Electron microscope study on the development of ciliary components of the neural epithelium of the chick embryo (*Z. Zellforsch.*, **49**, p. 1-12). — 1959. The fine structure of an elementary contractile system (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **6**, p. 126-127).
1858. STEIN (F.). — Ueber mehrere neue im Pansen der Wierderkäufer lebende Infusionstiere (*Abt. Kons. Böhm. Ges. Wissensch.*, **10**, p. 69-70). — 1859. Charakteristik neuer Infusorien Gattungen (*Lotos*, **9**, p. 2-5 ; 67-70). — 1867. *Der Organismus der Infusionstiere* (Leipzig).
1959. STOLL (R.), MARAUD (R.) et SPARFEL (A.). — Recherches sur le rôle des α -cytomembranes dans le développement de la thyroïde et dans ses tumeurs (*Arch. Anat. micr. Morphol. exp.*, **48**, p. 1-23).

1929. STRELKOW (A.). — Morphologische studien über oligotriche Infusorien aus dem Darne des Pferdes. I. Äussere Morphologie und Skelett der Gattung *Cycloposthium* Bundle (*Arch. f. Protistenk.*, **68**, p. 503-554). — 1931 a. II. Cytologische Untersuchungen der Gattung *Cycloposthium* Bundle (*Ibid.*, **75**, p. 191-220). — 1931 b. III. Körperbau von *Tripalmaria dogieli* Gassowsky (*Ibid.*, **75**, p. 222-251). — 1939. Parasitic Infusoria from the intestine of Ungulata belonging to the family *Equidæ* (en russe) (*Sc. Trans. Leningrad. Pedagog. Inst.*, **17**, 262 p.).
1934. SWEZEY (W. W.). — Cytology of *Troglodytella abressarti*, an intestinal ciliate of the Chimpanzee (*J. Morphol.*, **56**, p. 621-630).
1934. SZÉN (E.). — Beobachtungen an den kontraktile Vakuolen von *Ostracodinium obtusum* Dog. et Fed (1925) forma *monolobum* Dog. (*Acta Lit. Sc. R. Univ. Szeged*, **3**, p. 59).
1919. TAYLOR (C. V.). — The neuromotor system of *Euplotes* (*Proc. Soc. Exper. Biol. Med.*, **10**, p. 101-103). — 1920. Demonstration of the function of the neuromotor apparatus in *Euplotes* by the method of microdissection (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, **19**, p. 403-470). — 1923. The contractile vacuole of *Euplotes*, an exemple of sol-gel reversibility of cytoplasm (*J. Exper. Zool.*, **37**, p. 259-290). — 1941. Fibrillar systems in Ciliates (in : CALKINS and SUMMER, *Protozoa in Biological Research*, Columbia University Press, New York).
1952. TIMOTHÉE (C.). — Le système fibrillaire d'*Epidinium ecaudatum* Crawley (Inf. *Ophryoscolecidae*) (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, [11] **14**, p. 375-392). — 1955. Les Infusaires du tube digestif d'un *Addax nasomaculatus* (*Bull. I. F. A. N.*, **17** [Ser. A], p. 80-83).
1926. TRIER (H. J.). — Der Kohlehydratstoffwechsel der Panseninfusorien und die Bedeutung der grünen Pflanzenteile für diese Organismen (*Z. f. Vergl. Physiol.*, **4**, p. 305-330).
1930. USUELLI (F.). — Stärkeaufnahme und Glykogenbildung der Panseninfusorien (*Wiss. Arch. f. Landwirtsch.*, **3**, p. 4-20).
1950. UZZELL (E. M.), JONES (E. R.) et BECKER (R. B.). — Rumen protozoa in Florida dairy cattle (*Amer. Midl. Nat.*, **45**, p. 480-483).
1940. VILLENEUVE-BRACHON. — Recherches sur les Ciliés Hétérotriches. Cinétome, argyrome, myonèmes, formes nouvelles ou peu connues (*Arch. Zool. exp. gén.*, **82**, p. 1-180).
1942. WATH (J. G. VAN DER) et MYBURGH (S. J.). — Studies on the alimentary tract of merino sheep in South Africa VI. The role of Infusoria in ruminal digestion with some remarks on ruminal bacteria (*Onderstepoort J. Vet. Sc.*, **17**, p. 61-88).
1941. WEATHERBY (J. H.). — The contractile vacuole in Protozoa (in : CALKINS and SUMMER, *Protozoa in Biological Research*, Columbia University Press, p. 404-407).
1931. WEINECK (E.). — Die chemische Nature der Skelettsubstanzen bei den Ophryoscoleciden (*Z. Naturwiss.*, **65**, p. 737-750). — 1934. Die Celluloseverdauung bei Ciliaten des Wiederkäuermagens (*Arch. f. Protistenk.*, **82**, p. 169-202).
1933. WERTHEIM (P.). — Ein Beitrag zu den Untersuchungen über die Ophryoscolecidenfauna aus dem Magen von *Capra ibex* L. (*Zool. Anz.*, **104**, p. 15-25). — 1934 a. Ueber die Pulsation der Kontraktile Vakuolen bei den Wiederkäuermagen Infusorien (*Ibid.*, **106**, p. 20-24). — 1934 b. Zweiter Beitrag zur Kenntniss der Vakuolenpulsation bei Wiederkäuerinfusorien nebst einigen Beobachtungen (*Ibid.*, **107**, p. 77-84). — 1934 c. Les Infusaires de l'estomac de *Rupicapra rupicapra* L. (*Ann. Parasitol.*, **12**, p. 390-393). — 1935. Infusorien aus dem Wiederkäuermagen von Gebiete Jugoslawiens nebst einer übersicht dieser Tierchen von Balkanhalbinsel-Bereich und ein kurzer Bericht über die Pferdedarminfusorien, zugleich Revision der Familie *Ophryoscolecidae* (*Veterinarski Arhiv.*, **5**, p. 388-536).
1934. WESTPHAL (A.). — Ein Züchtungsverfahren für die Wiederkäuerinfusorien und dessen Ergebnisse für die Frage nach der Bedeutung der Infusorien für den Wirt. (*Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, **36**, p. 207-210). — 1935. Studien über Ophryoscoleciden in der Kultur (*Z. f. Parasitenk.*, **7**, p. 71-117).
1936. WINOGRADOWA (T.). — Zur Frage der Conjugation der Infusoria aus dem Wiederkäuermagens (*Z. f. Parasitenk.*, **8**, p. 359-364).

- 1957 a. WOHLFARTH-BOTTERMANN (K. E.). — Cytologische Studien. III. Die Eignung und Anwendung von Phosphorwolframsäure und Thalliumnitrat als Konstrastmittel zur Darstellung cytoplasmatischer Strukturen (*Mikroskopie*, **12**, p. 74-81). — 1957 b. Die Kontrastierung tierischer Zellen und Gewebe im Rahmen ihrer elektronenmikroskopischen Untersuchungen an ultradünnen Schnitten (*Naturwiss.*, **44**, p. 287-288).
1953. WOHLFARTH-BOTTERMANN (K. E.) et PFEFFERKORN (G.). — Protistenstudien. V. Zur Struktur des Wimperapparates. Zugleich ein Beitrag zur Präparation von Zellbestandteilen für elektronen mikroskopische Untersuchungen (*Protoplasma*, **42**, p. 227-238).
1958. YAMADA (E.). — Some observations on the fine structure of centriole in the mitotic cell (*Kurume med. J.*, **5**, p. 36-38).
1918. YOCOM (H. B.). — The neuromotor apparatus in *Euplotes patella* (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, **18**, p. 337-396).
1955. YOTSUYANAGI (Y.). — Mitochondria and refractive granules in the yeast cell (*Nature*, **176**, p. 1207-1209). — 1959. Étude au microscope électronique des coupes ultrafines de la levure (*C. R. Acad. Sc.*, **248**, p. 274-277).
-

LÉGENDES DES PLANCHES

PLANCHE I.

FIG. 1. — *Epidinium ecaudatum*. Bande infraciliaire dorsale isolée mécaniquement. Les stries qui la composent correspondent chacune à une baguette infraciliaire surmontée de blépharoplastes d'où sont issus les cils. Noter l'épaississement granuleux sub-terminal (Imprégnation argentique). ($\times 1\ 800$.)

FIG. 2. — *Eudiplodinium medium*. Coupe tangentielle montrant les fibres longitudinales externes de la cuticule (Helly-hématoxyline). ($\times 1\ 200$.)

FIG. 3. — *Eudiplodinium medium*. Autre coupe tangentielle sur laquelle on distingue les deux couches fibrillaires de la cuticule : fibres longitudinales externes et fibres transversales internes (Helly-hématoxyline). ($\times 1\ 800$.)

Les planches II à XIX représentent des photographies électroniques d'*Ophryoscolecidae* et de quelques autres Protistes fixés à l'acide osmique tamponné suivant Palade et inclus dans le méthacrylate. Microscopes électroniques R.C.A., EMU 3 A et EMU 3 B.

PLANCHE II.

FIG. 1. — Coupe longitudinale de l'extrémité antérieure d'un petit *Diplodinium*. On distingue : deux segments de la zone ciliaire adorale (z.a.) séparés par l'ouverture buccale (o.), les replis circumciliaires (r.) et une formation curieuse (x.) où quelques cils se mêlent à des replis pelliculaires. Sous la cuticule (cu.), le cytoplasme, qui renferme de nombreuses inclusions et en particulier de petites mitochondries, est divisé par une limite fibreuse (l.) en un ectoplasme (ec.) et un endoplasme (en.). Dans celui-ci, on distingue quelques dictyosomes (d.). ($\times 4\ 800$.)

FIG. 2. — Coupe transversale d'un *Entodinium* en début de division. On observe, sous la cuticule (cu.), quelques lamelles d'ergastoplasme (er.) et, dans le cytoplasme, des inclusions claires de polysaccharide, le macronucleus (ma.) ainsi qu'une vacuole de division (v.) sur la face interne de laquelle se trouvent quelques blépharoplastes. ($\times 9\ 500$.)

PLANCHE III.

FIG. 1. — Portion de zone ciliaire proche de l'ouverture buccale. A droite, quelques blépharoplastes (b.) à l'extrémité antérieure desquels se trouve le grain axial (g.). A gauche, fibres tubulaires subpelliculaires : on en distingue deux séries orientées perpendiculairement les unes aux autres. ($\times 30\ 000$.)

FIG. 2. — Autre portion de zone ciliaire proche de l'œsophage (œ.). La base des blépharoplastes est fermée par les baguettes infraciliaires (b.i.) ; celles-ci renferment parfoi un nodule clair (à gauche) ; sur elles, sont insérées les fibres rétrociliaires (f.r.). ($\times 25\ 000$.)

FIG. 3. — Coupe longitudinale de quelques cils et de leurs blépharoplastes. Comparer avec la figure 28 du texte. *b.*, blépharoplaste ; *b.i.*, baguette infraciliaire ; *f.r.*, fibre rétrociliaire ; *g.*, grain axial. ($\times 42\ 000$.)

PLANCHE IV.

FIG. 1. — Portion d'une coupe transversale à travers la partie antérieure d'un *Ophryoscolex*. Dans le haut apparaissent, à gauche, les éléments d'une plaque squelettique (*p.s.*) avec, sur leur face externe, des fibres épisquelettiques, et, à droite, une partie du pseudo-motorium (*mo.*). La zone ciliaire adorale est coupée transversalement ; on observe les cils (*c.*) groupés en syncils, les blépharoplastes (*b.*) et les baguettes infraciliaires (*b.i.*). Noter les plis que forme la cuticule (*cu.*), mais auxquels les fibres internes ne participent pas. ($\times 9\ 000$.)

FIG. 2. — Coupe transversale d'une zone ciliaire au niveau des blépharoplastes (*b.*). De la base de ceux-ci se détachent de courtes fibres cinétodesmiennes (*f.c.*) et des fibres interblépharoplastiques (*f.i.*). En dessous des blépharoplastes se situent les baguettes infraciliaires (*b.i.*) dont la structure est ici bien visible. Sur elles sont insérées les fibres rétrociliaires (*f.r.*). ($\times 25\ 000$.)

FIG. 3. — Bord ventral d'une zone ciliaire. La pellicule forme de nombreux replis entre lesquels s'insinuent des cils de diamètre accru (flèche). ($\times 13\ 000$.)

PLANCHE V.

FIG. 1. — Vacuole de division (*v.*) chez un *Entodinium*. *a.*, grains de polysaccharide ; *b.*, blépharoplastes coupés longitudinalement ; *cu.*, cuticule ; *er.*, ergastoplasme. ($\times 25\ 000$.)

FIG. 2. — Autre vacuole de division (*v.*) chez un *Diplodinium*. Les blépharoplastes (*b.*) sont coupés transversalement. Noter la cuticule (*cu.*), beaucoup plus épaisse que dans le cas précédent. ($\times 30\ 000$.)

FIG. 3. — Vacuole de division (*v.*) à un stade plus avancé : les cils (*c.*) commencent à pousser. On distingue les quatre éléments de la cuticule : pellicule externe (*p.e.*), pellicule interne (*p.i.*), fibres longitudinales (*f.l.*) et grosses fibres transversales (*f.t.*). Le gonflement de la pellicule interne est dû à un artéfact, sans doute significatif. ($\times 18\ 000$.)

PLANCHE VI.

FIG. 1. — *Cycloposthium bipalmatum*. Coupe transversale de quelques blépharoplastes (*b.*) appartenant probablement à une très jeune ébauche de zone ciliaire. La structure du blépharoplaste apparaît nettement (dans le haut à droite, en particulier) ; comparer avec la figure 28 du texte. Entre les blépharoplastes, on aperçoit (flèches) des groupes de fibrilles tubulaires qui seront peut-être à l'origine de nouveaux blépharoplastes. ($\times 25\ 000$.)

FIG. 2. — *Opalina ranarum*. Coupe de la région corticale. A droite d'une des lignes de blépharoplastes se trouve un « demi-blépharoplaste » (flèche). On peut supposer qu'il s'agit d'une ébauche en train de compléter son organisation. ($\times 16\ 000$.)

FIG. 3. — Coupe tangentielle d'un *Ophryoscolécide*. On distingue les quatre composantes de la cuticule : pellicule interne, pellicule externe, faisceaux de fibres longitudinales et fibres transversales. Sous cette cuticule se trouvent quelques blépharoplastes (flèches). ($\times 14\ 500$.)

FIG. 4. — Coupe transversale de la région antérieure d'un *Ophryoscolex* (entre les deux zones ciliaires). Une limite complexe (*l.*) sépare l'ectoplasme (*ec.*) de l'endoplasme (*en.*). Ces deux zones cytoplasmiques offrent, dans ce cas, des aspects bien différents ; la première renferme de petites mitochondries (*m.*) et des grains d'amylopectine (*a.*) ; la seconde contient en outre des dictyosomes (*d.*). ($\times 8\ 000$.)

PLANCHE VII.

FIG. 1. — Coupe transversale de l'œsophage (ϕ .) d'un Ophryoscolécide. *ec.*, ectoplasme ; *en.*, endoplasme (à droite, partie principale ; à gauche, petit diverticule) ; *l.*, limite entre ces deux couches cytoplasmiques. ($\times 5\ 000$.)

FIG. 2. — Autre coupe plus grossie de l'œsophage d'un Ophryoscolécide. La paroi, formée d'une couche fibreuse et de faisceaux de fibrilles tubulaires, forme des replis très aplatis. Dans le haut de la photographie, noter la limite (*l.*) entre l'ectoplasme et l'endoplasme, avec les lamelles d'ergastoplasme (*er.*) qui y sont accolées. ($\times 30\ 000$.)

PLANCHE VIII.

FIG. 1. — Coupe transversale de *Cycloposthium bipalmatum* intéressant le macronucleus (*ma.*) et une partie de l'œsophage (ϕ .). Celui-ci possède la même structure que chez les *Ophryoscolecidae*. ($\times 7\ 500$.)

FIG. 2. — Autre coupe à travers l'œsophage de *Cycloposthium bipalmatum*. ($\times 17\ 000$.)

FIG. 3. — Partie tout à fait antérieure de l'œsophage (ϕ .) d'un Ophryoscolécide : c'est un tube béant dans lequel s'enfonce l'infundibulum (*i.*). Noter la structure des parois, la disposition très régulière des fibres rétrociliaires (*f.r.*) et, dans le haut à droite, la présence d'un cordon fibreux (*f.*) représentant vraisemblablement un fragment d'anneau péri-œsophagien. ($\times 17\ 000$.)

PLANCHE IX.

FIG. 1. — Coupe d'une zone ciliaire adorale au niveau de l'ouverture buccale (*o.*). Remarquer les rideaux fibrillaires perpendiculaires à la surface et les nombreuses petites vésicules situées sous les rideaux ou entre eux. *f.*, gros cordons fibreux des lèvres circumciliaires (dérivés des fibres cuticulaires internes). ($\times 12\ 000$.)

FIG. 2. — Autre coupe au niveau de l'ouverture buccale. Outre les fibres rétrociliaires (*f.r.*), très régulièrement ordonnées, on distingue plusieurs autres catégories de fibres dont l'interprétation reste hypothétique. ($\times 14\ 500$.)

PLANCHE X.

FIG. 1. — Coupe transversale de l'œsophage (ϕ .) et de l'infundibulum (*i.*) sur le bord duquel sont implantées six rangées ciliaires. Noter la position excentrique de l'infundibulum par rapport à l'œsophage. ($\times 8\ 000$.)

FIG. 2. — Coupe à travers le bouchon apical. La cuticule forme des replis multifides auxquels ne participent pas les fibres les plus internes (voir à gauche notamment). *f.*, coupes des fibres circumciliaires. ($\times 9\ 000$.)

FIG. 3. — Coupe longitudinale de la partie antérieure de l'œsophage (α). Dans le haut apparaissent les deux catégories de fibres subpelliculaires déjà observées planche III, figure 1 ; puis on trouve de nombreuses fibres rétrociliaires ($f.r.$), souvent difficiles à bien distinguer de celles qui forment l'œsophage, car elles ont la même structure. ($\times 25\ 000$.)

FIG. 4. — Portion d'une coupe transversale de la cuticule. De droite à gauche, on distingue successivement : la pellicule externe, la pellicule interne, les fibres longitudinales ($f.l.$) tubulaires et groupées en faisceaux, enfin les fibres transversales ($f.t.$). ($\times 25\ 000$.)

PLANCHE XI.

FIG. 1. — Partie antérieure d'un *Diplodinium*. Autour des zones ciliaires, on observe plusieurs cordons fibreux ($f.$) correspondant sans doute aux fibres circumciliaires ; ce sont des dérivés des fibres cuticulaires internes. $f.r.$, fibres rétrociliaires ; $o.$, ouverture buccale avec son organisation caractéristique. ($\times 12\ 000$.)

FIG. 2. — *Blepharozoum trizonum*. Coupe un peu oblique de la partie antérieure du Cilié montrant le cytotome ($cy.$) au milieu d'une couronne de cils. Sous la pellicule se retrouvent les rideaux de fibrilles et les vésicules déjà observés chez les *Ophryoscolécidæ* au niveau de l'ouverture buccale. ($\times 10\ 000$.)

FIG. 3. — *Isotricha*. On retrouve au fond du vestibule ($ve.$) les structures caractéristiques du cytotome. ($\times 16\ 000$.)

PLANCHE XII.

FIG. 1. — Coupe longitudinale du rectum d'un *Diplodinium*. Noter la continuité entre la cuticule ($cu.$) et la paroi ($l.$) séparant l'ectoplasme ($ec.$) de l'endoplasme ($en.$), au moins entre certains de leurs éléments. $er.$, ergastoplasme sub-cuticulaire ; $m.$, mitochondries. ($\times 25\ 000$.)

FIG. 2. — Coupe d'une vacuole contractile ($v.c.$) en diastole ; près de sa paroi se situent quelques vacuoles accessoires. Les quatre composantes de la cuticule apparaissent bien : pellicule externe ($p.e.$), pellicule interne ($p.i.$), faisceaux de fibres longitudinales ($f.l.$) et fibres transversales ($f.t.$). $a.$, grain d'amylopectine ; $er.$, ergastoplasme ; $l.$, limite ectoplasme-endoplasme. ($\times 24\ 000$.)

PLANCHE XIII.

FIG. 1. — A côté d'une vacuole contractile ($v.c.$) en diastole, on observe de petites vacuoles accessoires ($v.a.$) et un amas d'ergastoplasme ($er.$). ($\times 25\ 000$.)

FIG. 2. — Coupe d'une vacuole contractile ($v.c.$) et de son canal excréteur ($c.e.$). ($\times 30\ 000$.)

FIG. 3. — Vacuole contractile en début de diastole, au moment de la confluence des vacuoles accessoires. $f.t.$, fibres transversales de la cuticule ; $l.$, limite ectoplasme-endoplasme. ($\times 16\ 000$.)

PLANCHE XIV.

FIG. 1. — *Isotricha*. Vacuole contractile entourée de petites vacuoles accessoires. ($\times 16\ 000$.)

FIG. 2. — Vacuole contractile de *Cycloposthium bipalmatum*. Noter l'absence de différenciations cytoplasmiques particulières. ($\times 16\ 000$.)

FIG. 3. — *Paramecium caudatum*. Coupe d'un canal vacuolaire autour duquel on observe de nombreux filaments tubulaires représentant le spongiome de GELEI. ($\times 25\ 000$.)

FIG. 4. — *Paramecium caudatum*. Autre coupe de canal vacuolaire. ($\times 34\ 000$.)

PLANCHE XV.

FIG. 1. — Coupe à travers l'endoplasme d'un Ophryoscolécide. A droite, un dictyosome typique formé de saccules aplatis aux extrémités renflées ; à gauche, autre dictyosome mais beaucoup moins caractéristique. ($\times 64\ 000$.)

FIG. 2 et 3. — Images souvent rencontrées chez les *Ophryoscolecidae* ; il s'agit sans doute de dictyosomes, car les extrémités des saccules sont souvent renflées ; mais l'empilement est peu serré. ($\times 64\ 000$.)

FIG. 4. — L'ectoplasme (*ec.*) des *Ophryoscolecidae* renferme souvent de nombreux grains d'amylopectine (*a.*) entourés d'ergastoplasme. A la limite (*l.*) entre l'ectoplasme (*ec.*) et l'endoplasme (*en.*), on observe des cordons fibreux ainsi que de nombreuses et très petites lamelles d'ergastoplasme. ($\times 16\ 000$.)

PLANCHE XVI.

FIG. 1. — Zone ciliaire de *Diplodinium*. A la base des blépharoplastes se trouvent les baguettes infraciliaires (*b.i.*). Trois de celles-ci sont beaucoup plus épaisses et c'est en ces endroits que s'insèrent les fibres rétrociliaires (*f.r.*). ($\times 37\ 000$.)

FIG. 2. — Coupe transversale de petites fibres rétrociliaires. Chacune est formée par un petit nombre de fibrilles tubulaires alignées. *er.*, ergastoplasme. ($\times 32\ 000$.)

FIG. 3. — Coupe transversale de plusieurs fibres rétrociliaires. Noter l'alignement des fibrilles suivant des plans parallèles. ($\times 60\ 000$.)

FIG. 4. — Fibres rétrociliaires de *Cycloposthium bipalmatum*. La structure est la même que chez les *Ophryoscolecidae*. ($\times 30\ 000$.)

FIG. 5. — Chez *Blepharozoum trizonum*, les fibres rétrociliaires ont la même structure que chez les *Ophryoscolecidae*. ($\times 48\ 000$.)

PLANCHE XVII.

FIG. 1. — Au-dessus de la zone ciliaire de ce Cilié, l'ectoplasme renferme une volumineuse masse fibreuse (*mo.*) correspondant au motorium de SHARP et formée en réalité par la réunion des fibres épisquellettiques. ($\times 6\ 000$.)

FIG. 2. — Autre photographie plus grossie d'un pseudo-motorium (*mo.*). ($\times 17\ 000$.)

FIG. 3. — Coupe transversale d'un *Ophryoscolex* au niveau des premières fibres caudales (*f.*). Noter l'insertion de certaines travées sur les fibres cuticulaires internes. *a.*, grain d'amylopectine entouré d'ergastoplasme. ($\times 9\ 500$.)

FIG. 4. — Au voisinage d'une zone ciliaire (dans le haut à gauche), on observe dans l'ectoplasme quelques gros cordons fibreux (*f.*) représentant peut-être certains éléments du système fibrillaire argyrophile. ($\times 16\ 000$.)

PLANCHE XVIII.

FIG. 1. — Coupe transversale d'une zone ciliaire. On distingue les cils (*c.*), puis les blépharoplastes et les baguettes infraciliaires (*b.i.*) ; en dessous, quelques fibres dont nous ne connaissons pas l'exact équivalent optique. ($\times 20\ 000$.)

FIG. 2. — Autre coupe transversale d'une zone ciliaire. Cils (*c.*), blépharoplastes et baguettes infraciliaires (*b.i.*) sont bien visibles. En dessous, l'ectoplasme renferme des fibres dont l'interprétation reste hypothétique. ($\times 20\ 000$.)

FIG. 3. — Coupe transversale d'une zone ectoplasmique située entre l'œsophage (à droite, mais invisible) et les plaques squelettiques. On distingue deux rangées de fibres rétrociliaires (*f.r.*) et une série de cordons fibreux séparés par des travées membranaires. Leur ensemble représente vraisemblablement une portion d'anneau péri-œsophagien. ($\times 12\ 000$.)

PLANCHE XIX.

FIG. 1. — Macronucleus et micronucleus d'un Ophryoscolécide. Sous la membrane du micronucleus, noter la couche de matériel moyennement dense aux électrons. ($\times 17\ 000$.)

FIG. 2. — *Cycloposthium bipalmatum*. On observe sur cette coupe quelques replis de l'œsophage, le micronucleus et une portion du macronucleus. ($\times 17\ 000$.)

FIG. 3. — *Isotricha*. Le macronucleus et le micronucleus sont entourés d'une enveloppe d'ergastoplasme. ($\times 9\ 000$.)



1



Auct. phot.

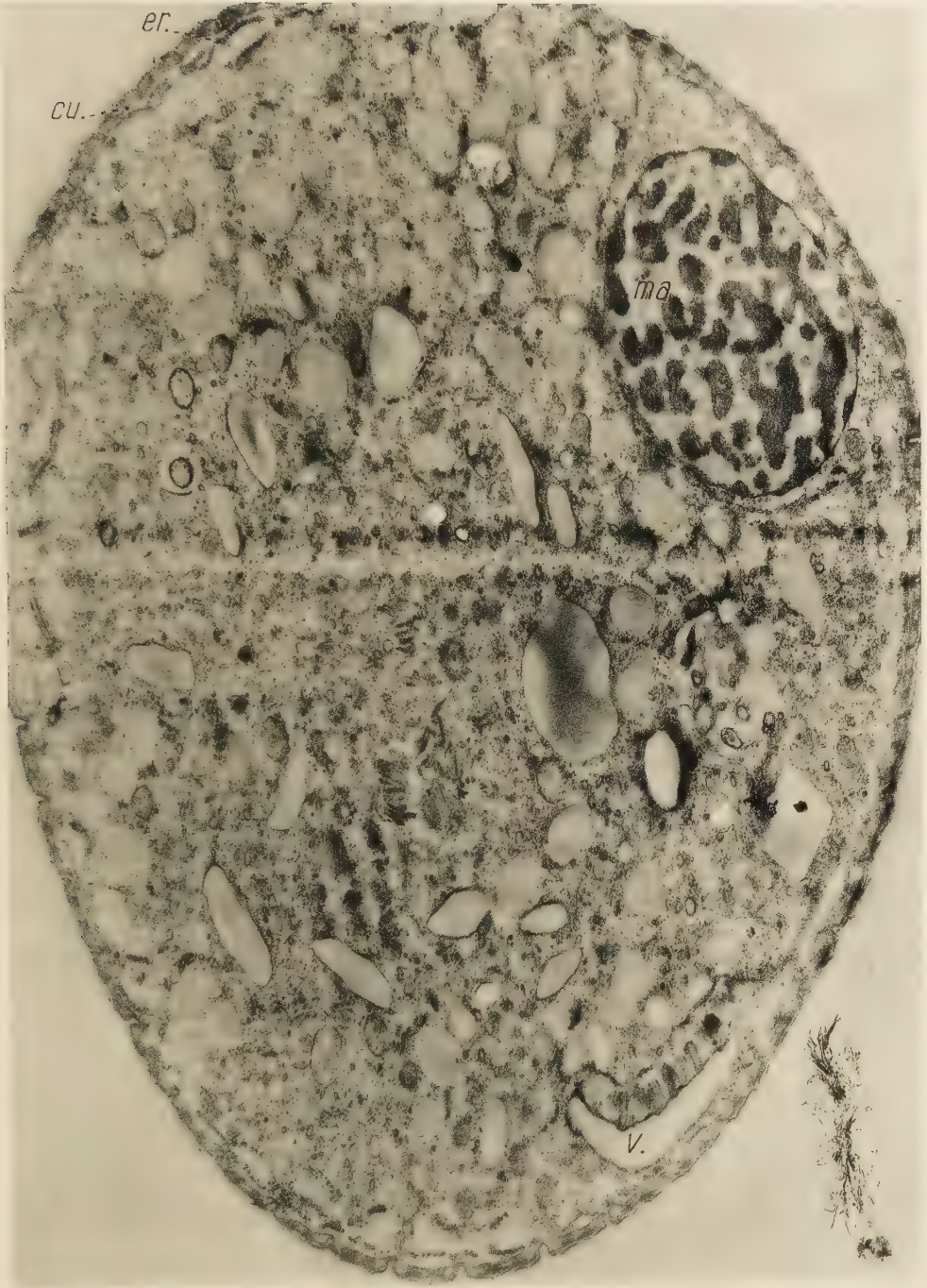
2

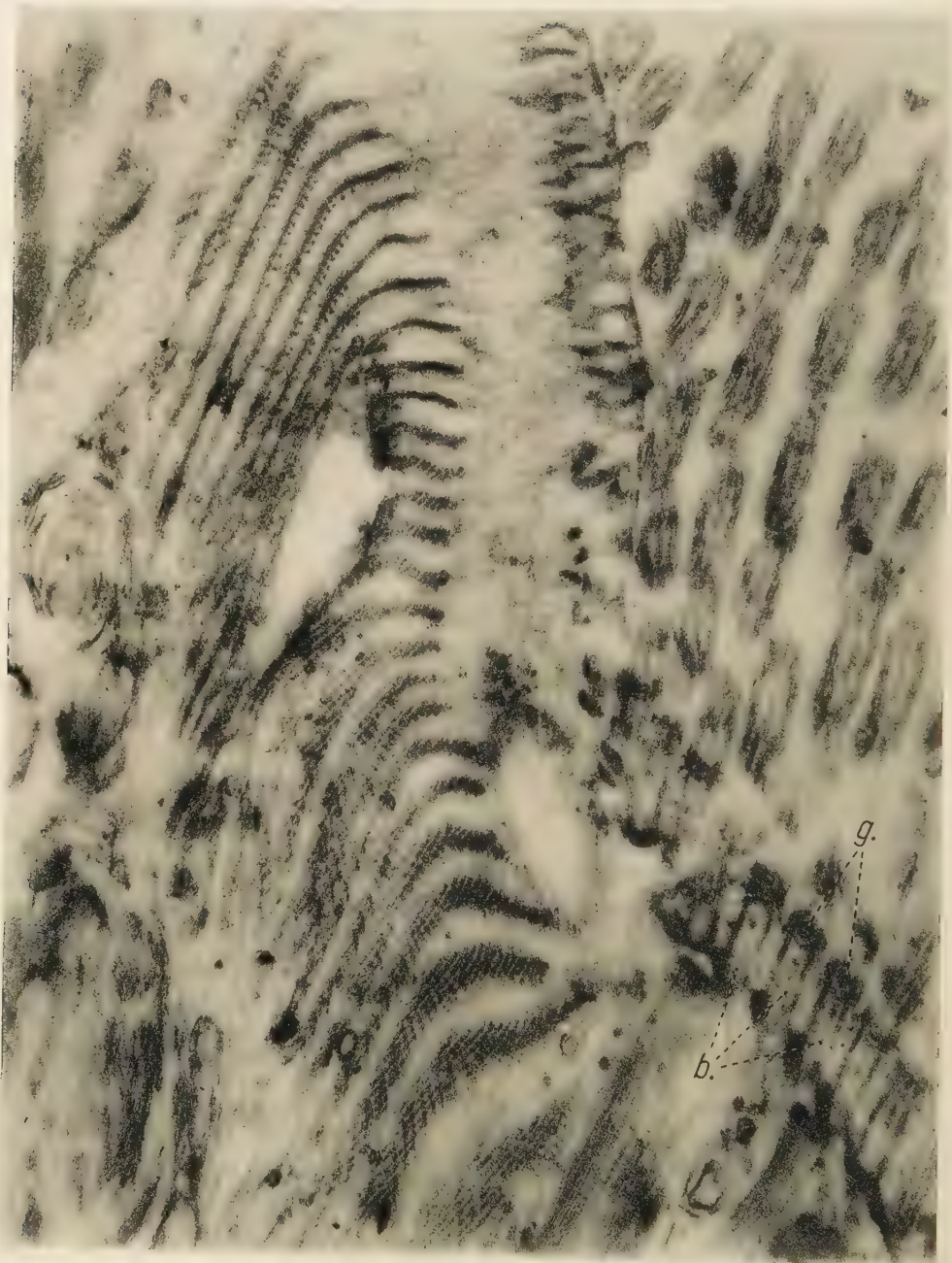


3

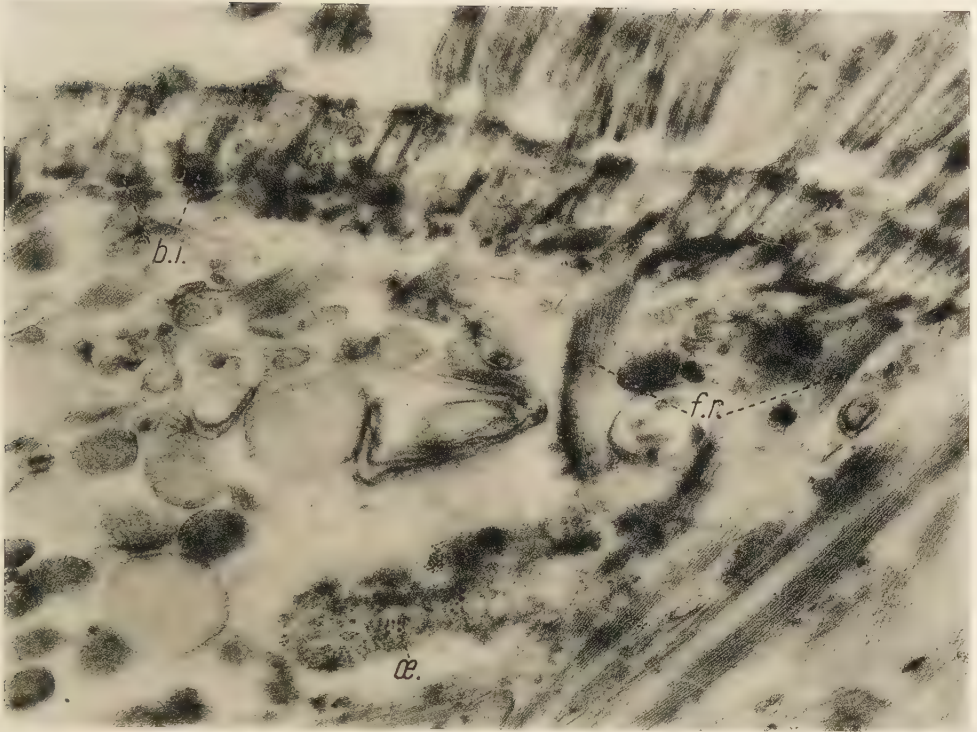


Auct. phot.

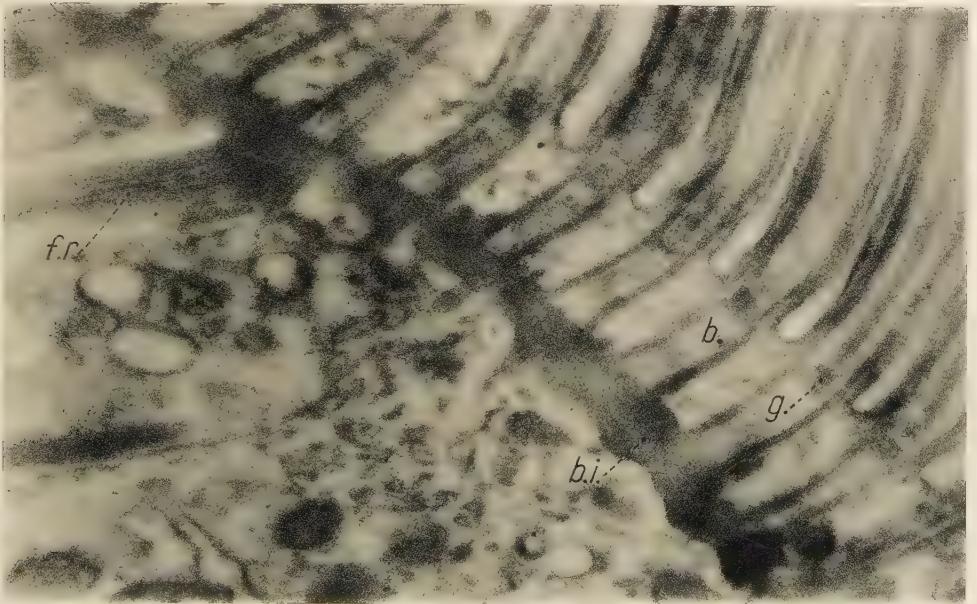




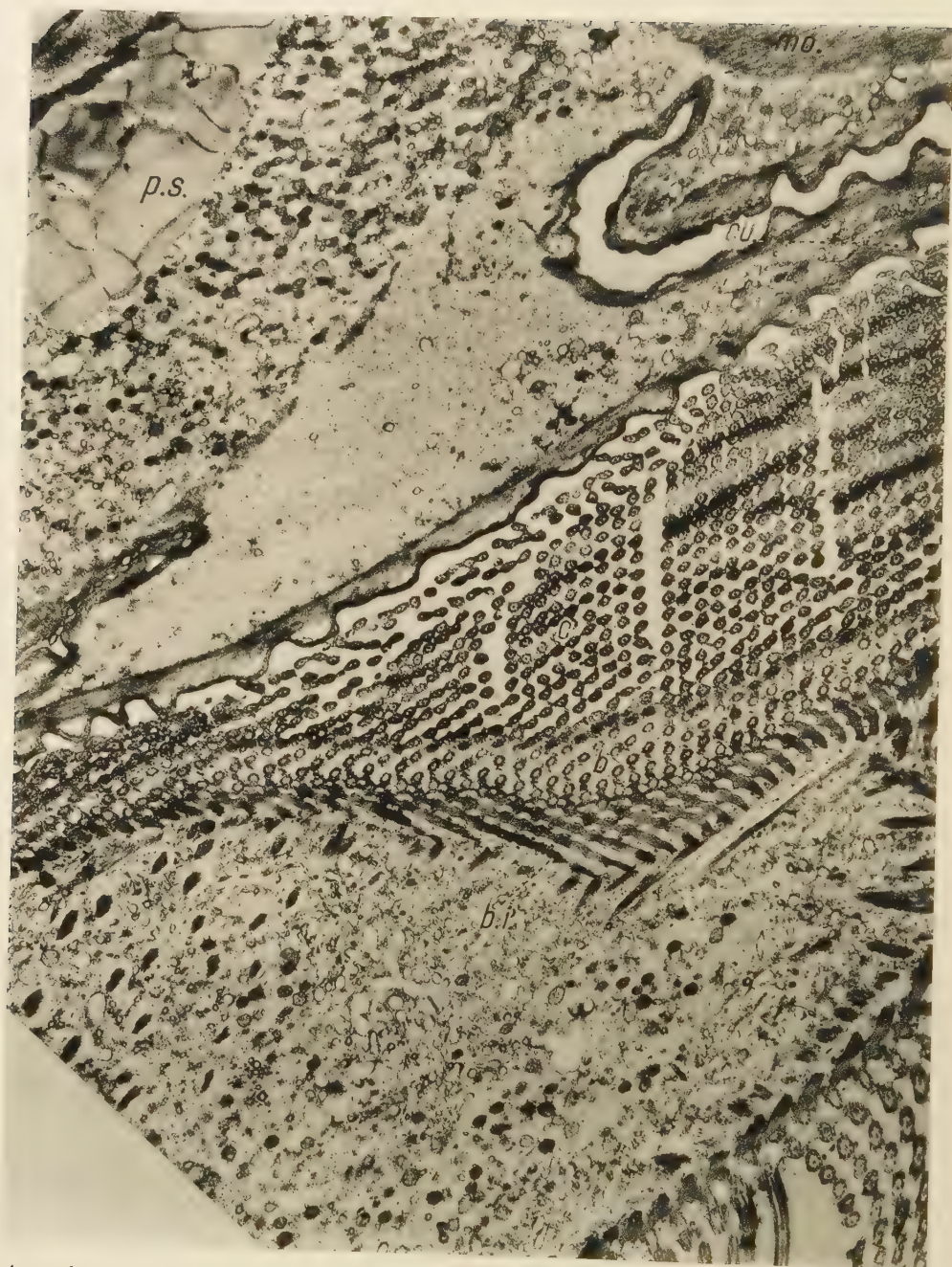
Auct. phot.

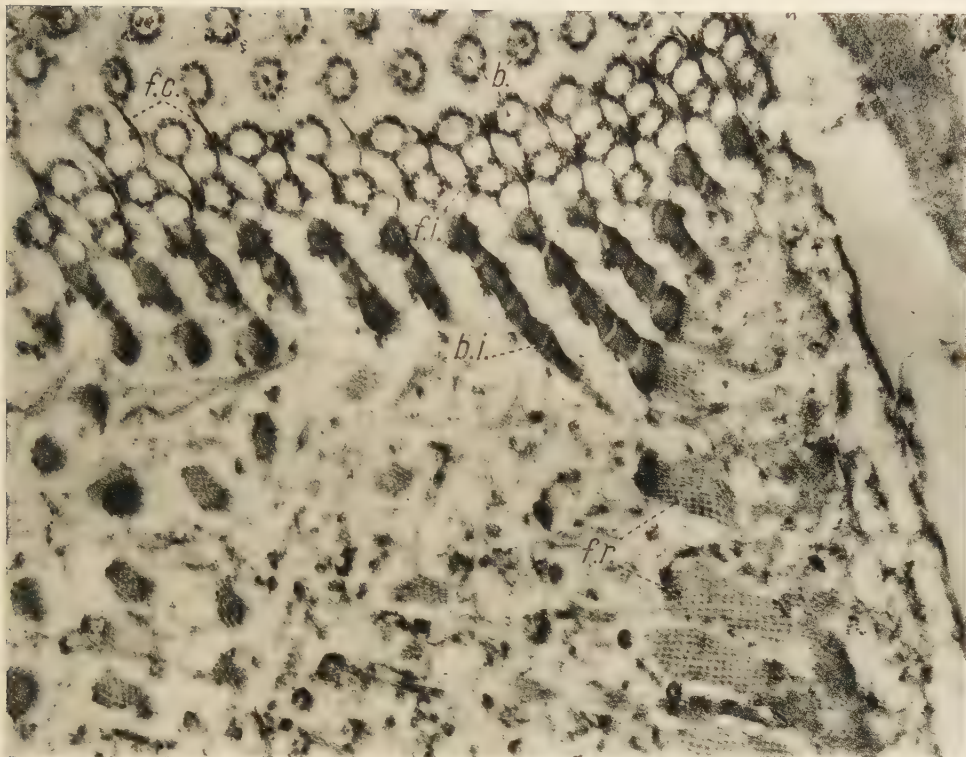


2

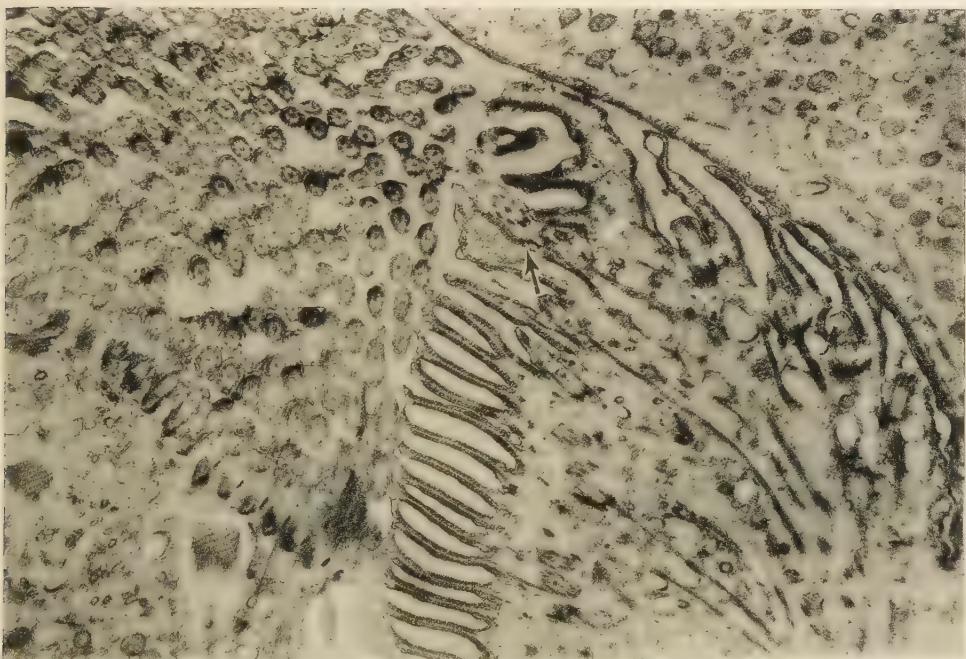


3

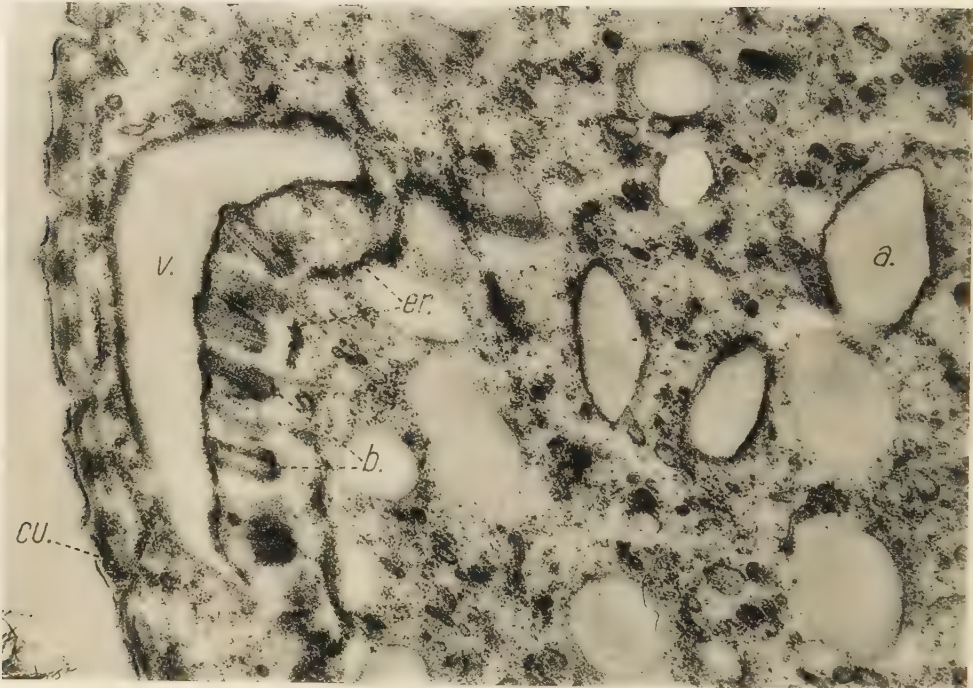




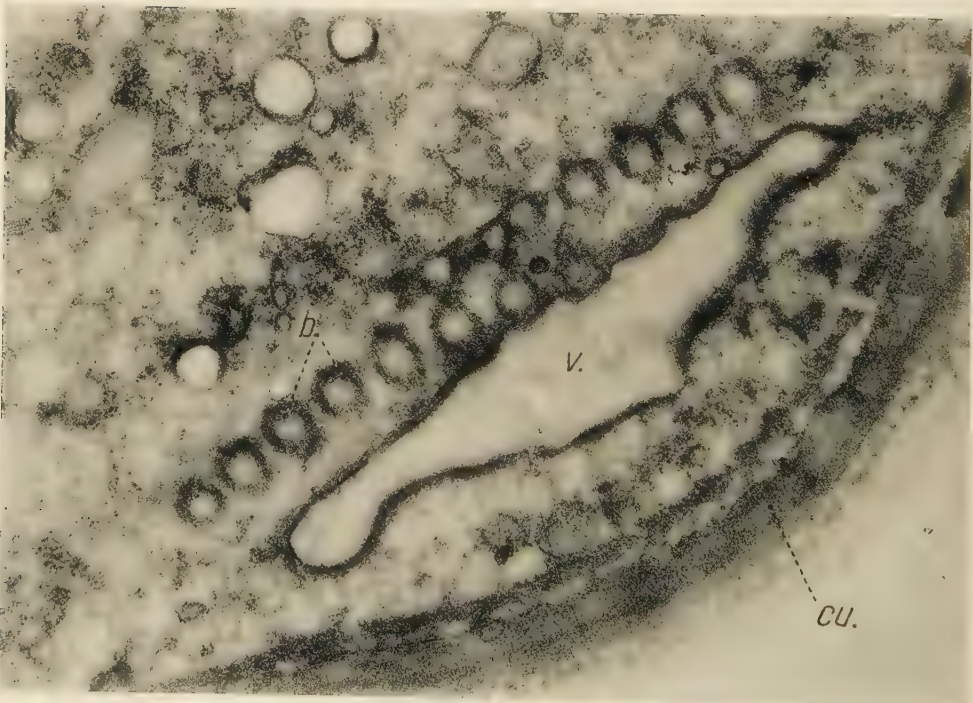
2



3



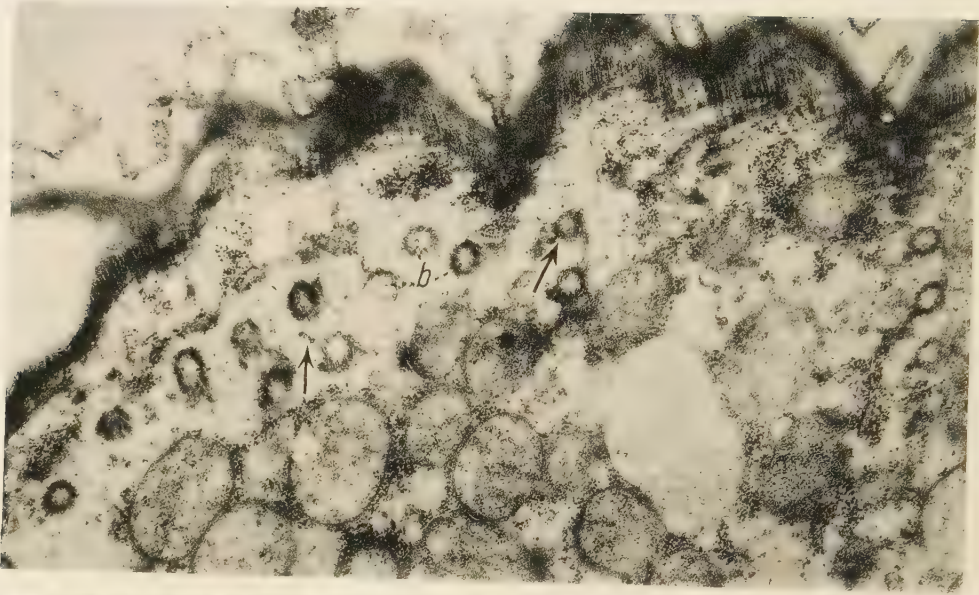
1



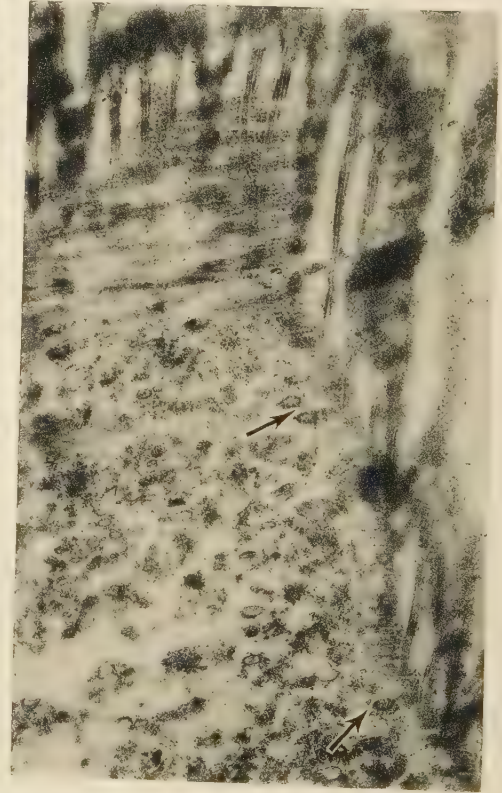
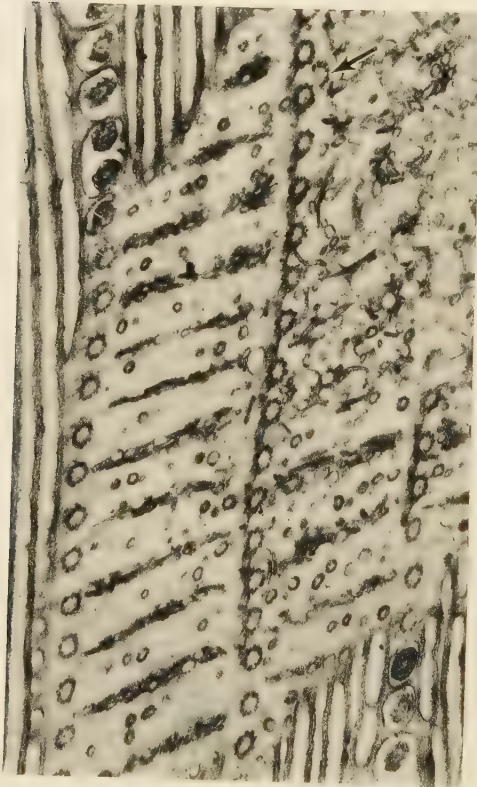
Auct. phot.

2





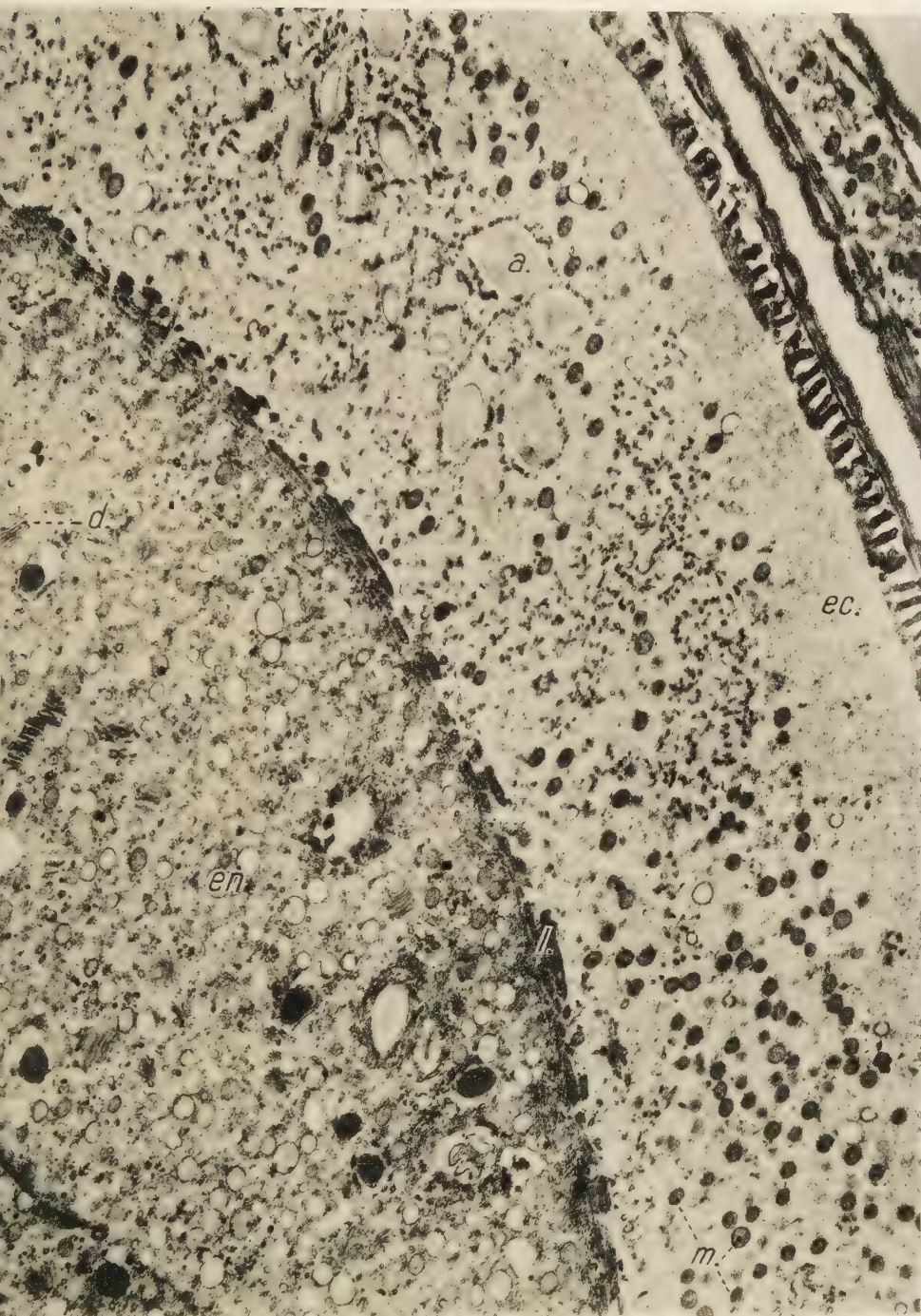
1

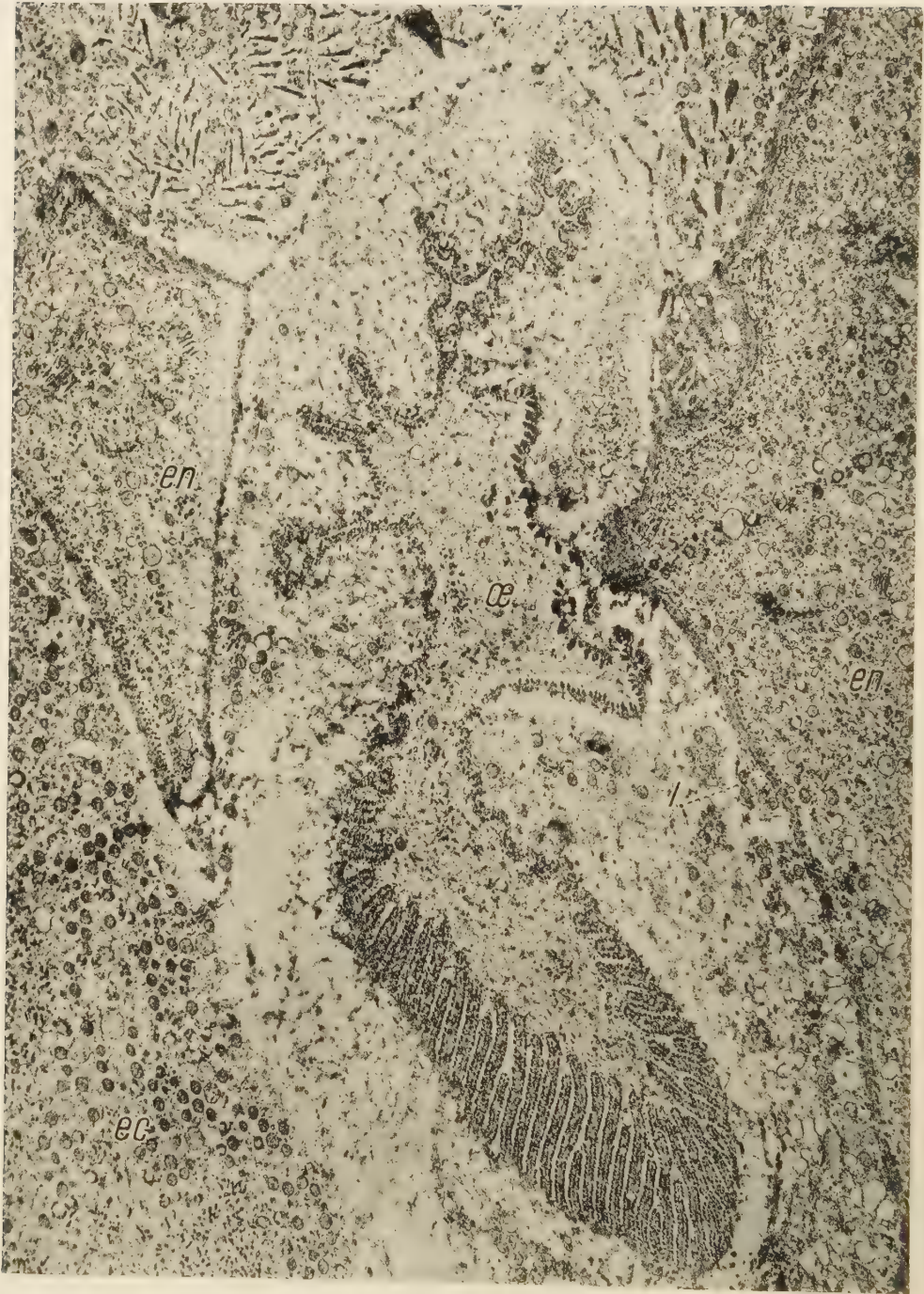


Auct. phot.

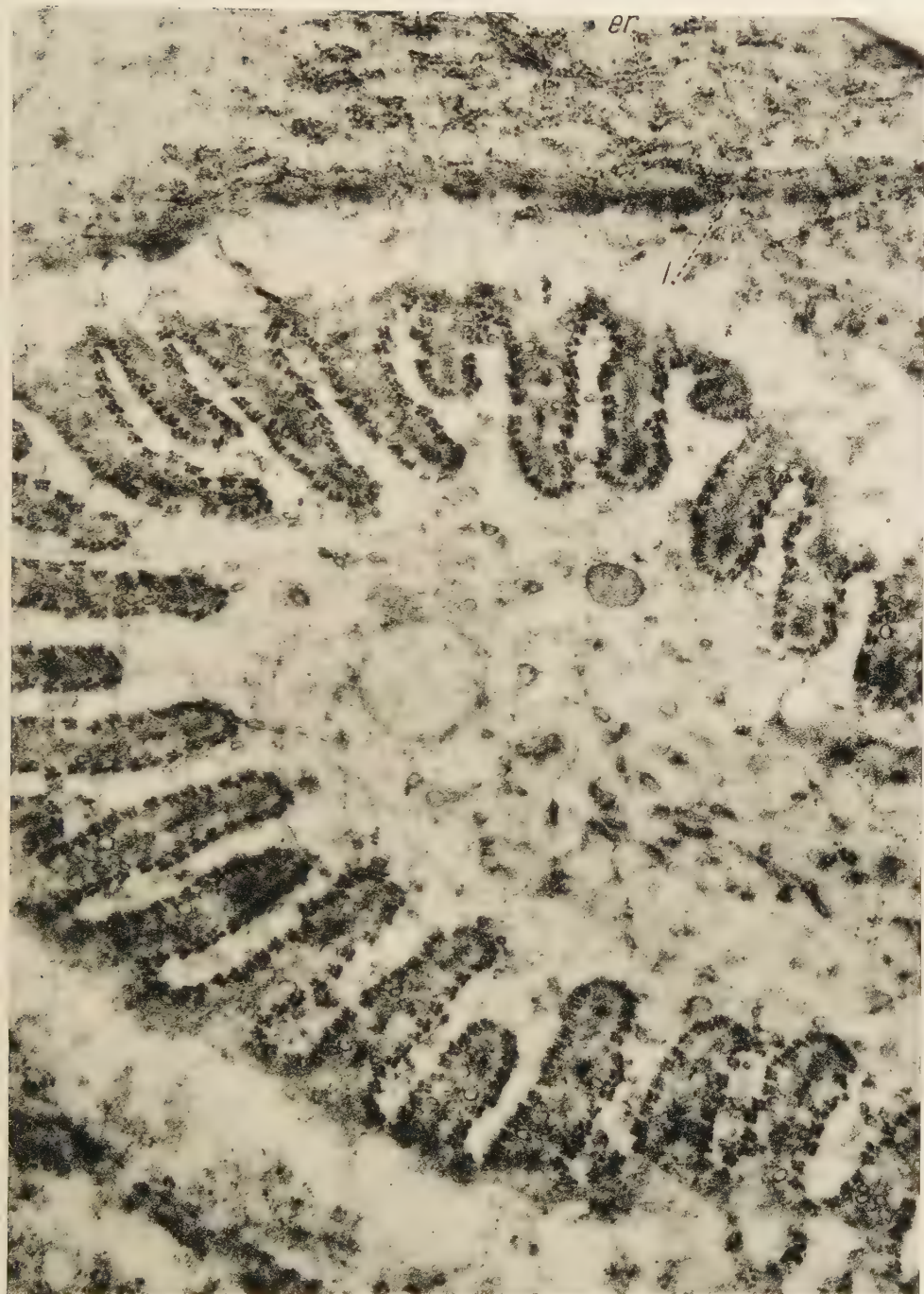
2

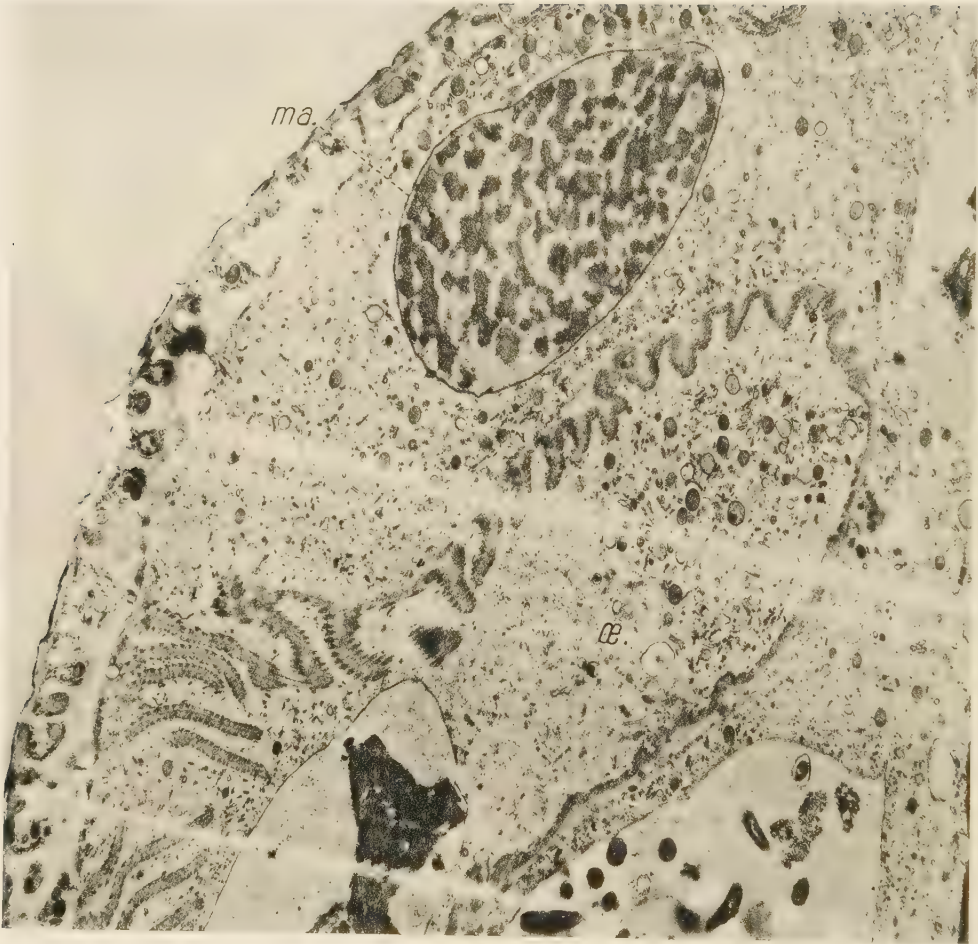
3



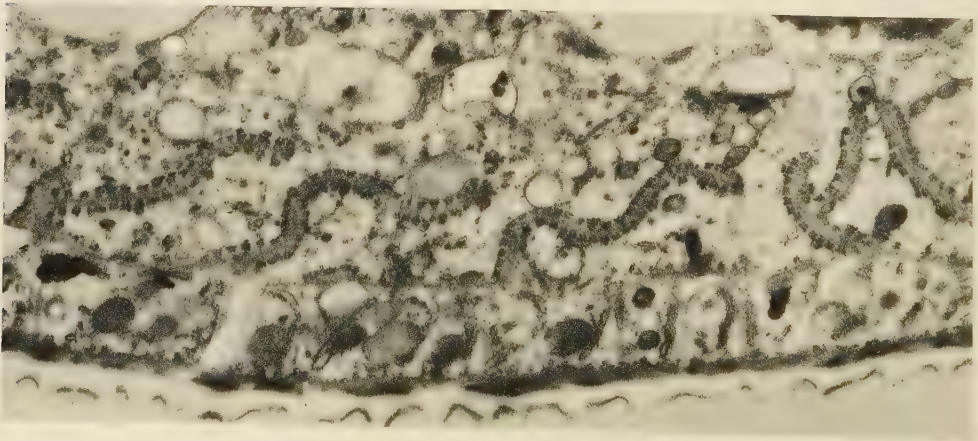


Auct. phot.

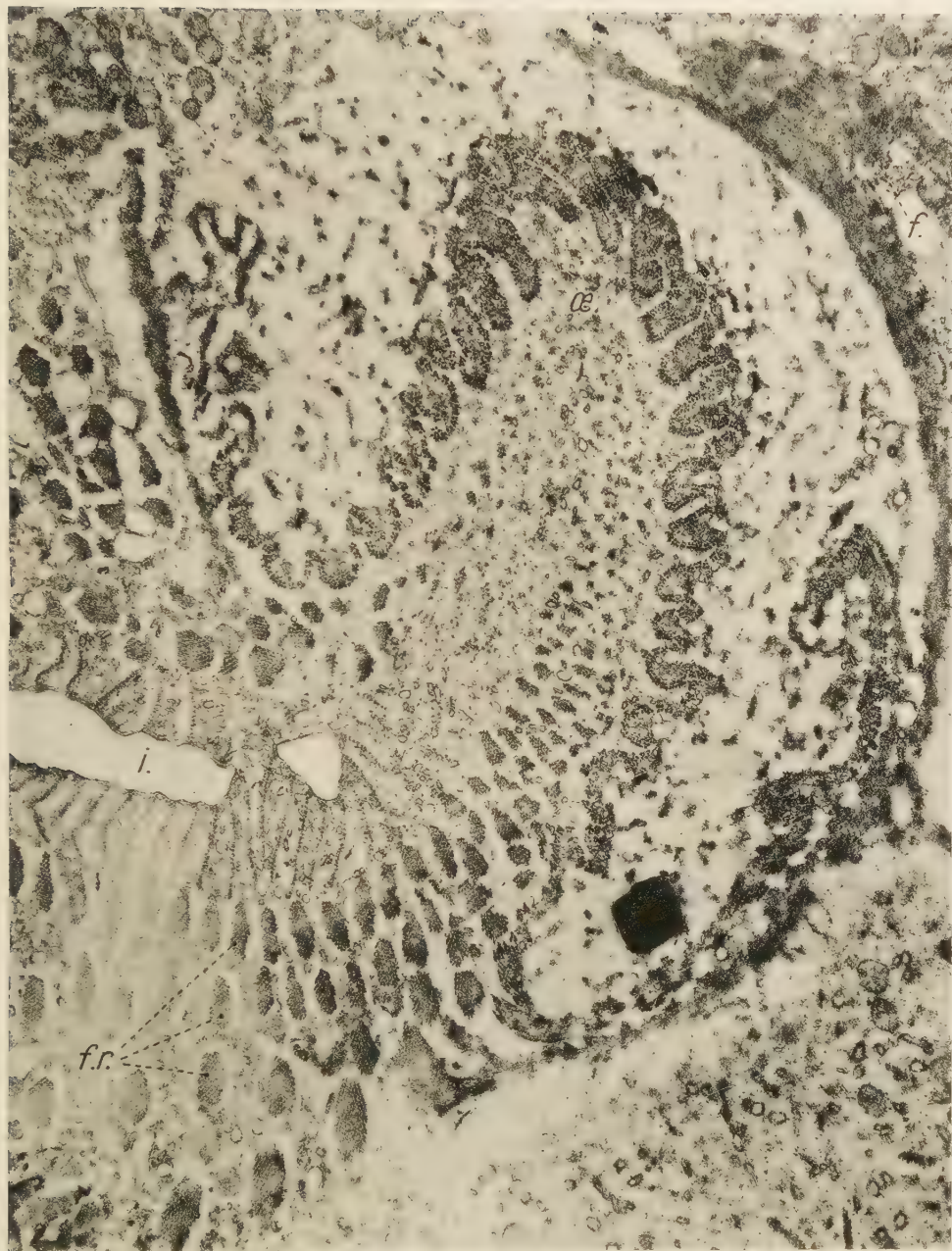


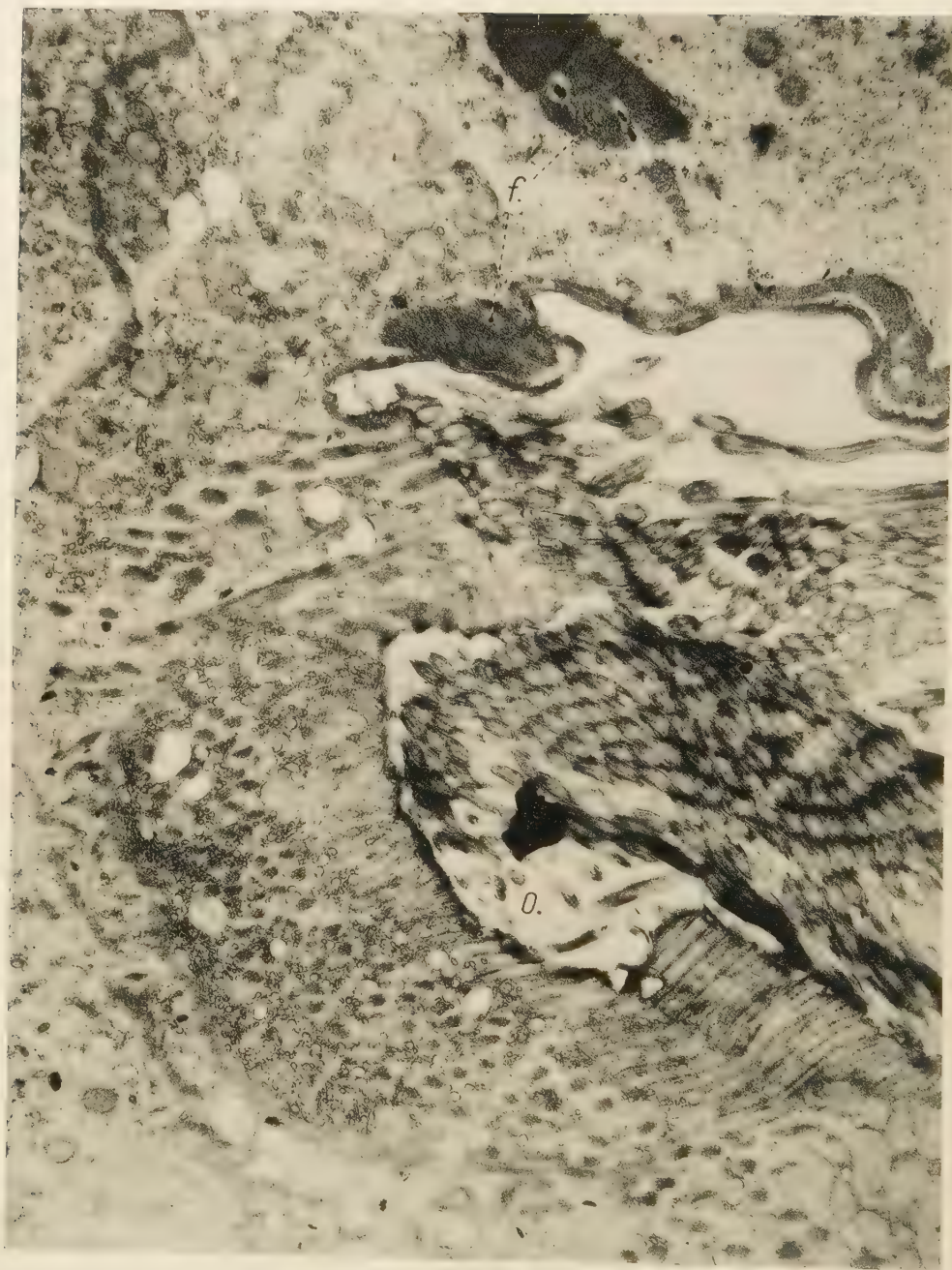


1

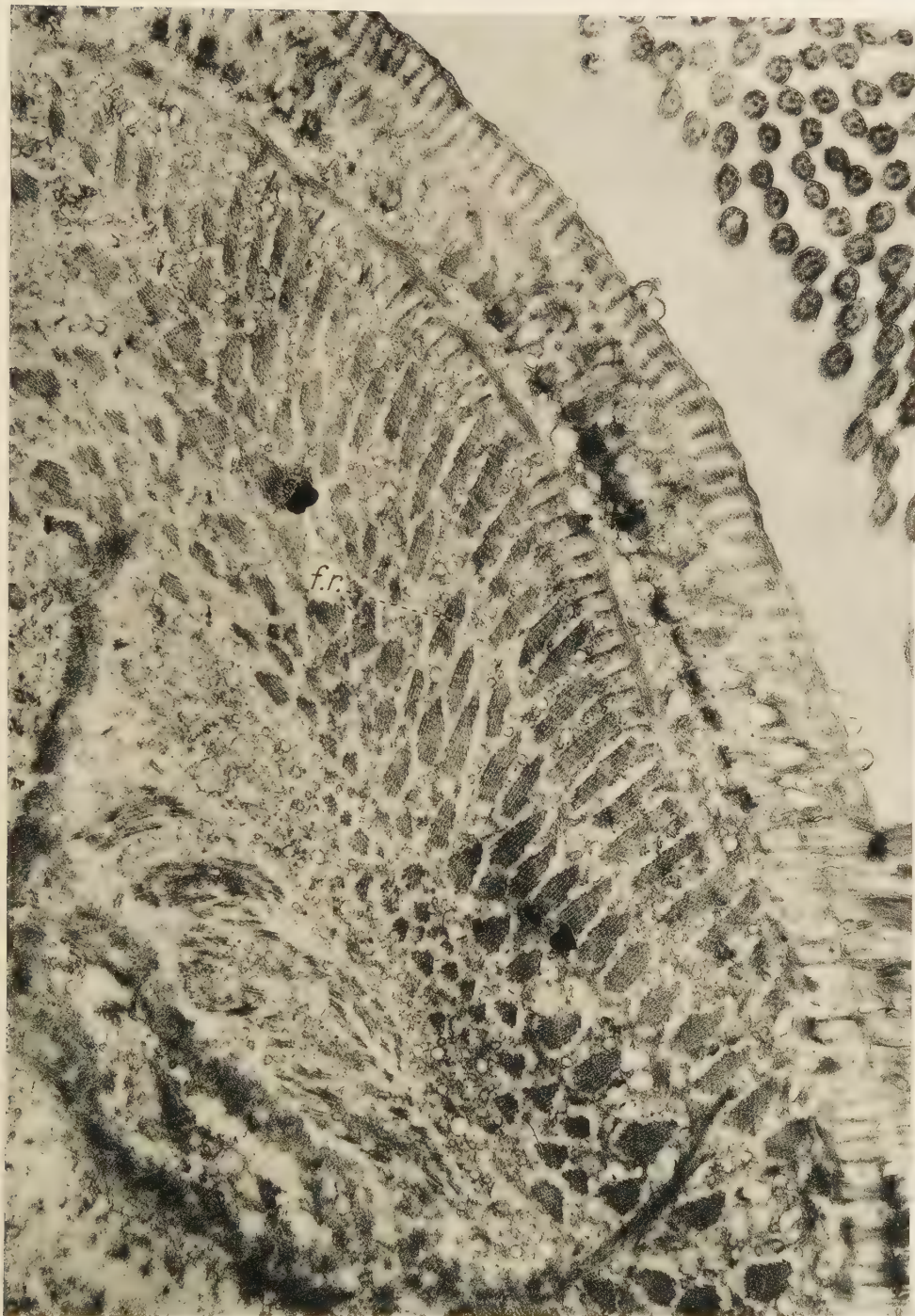


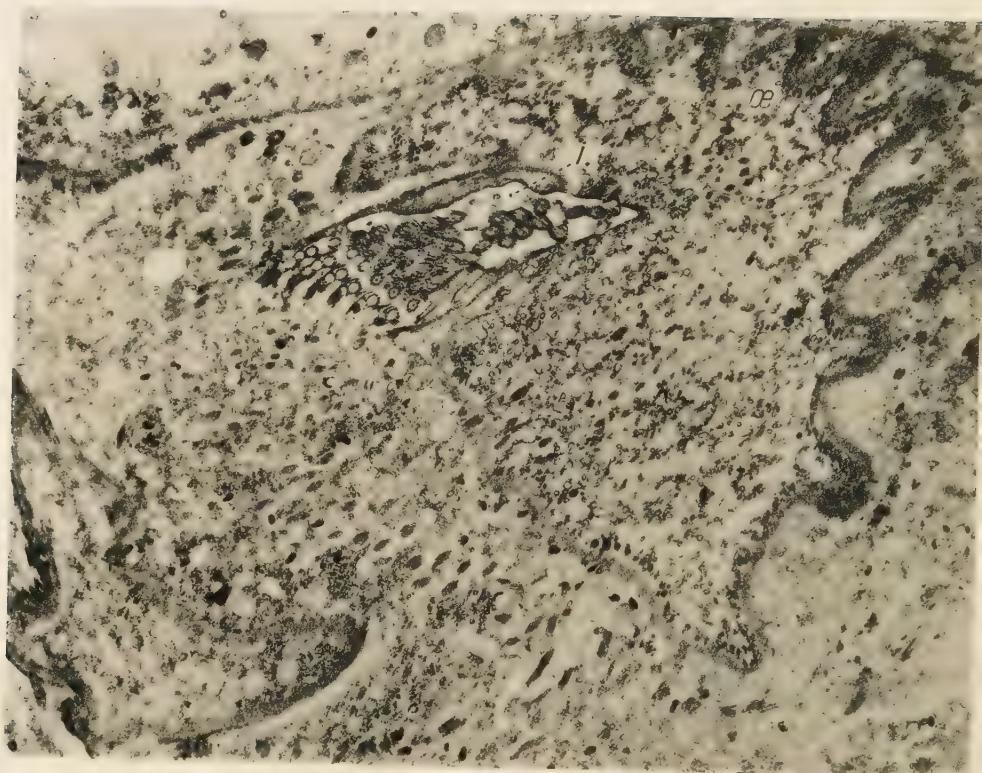
2



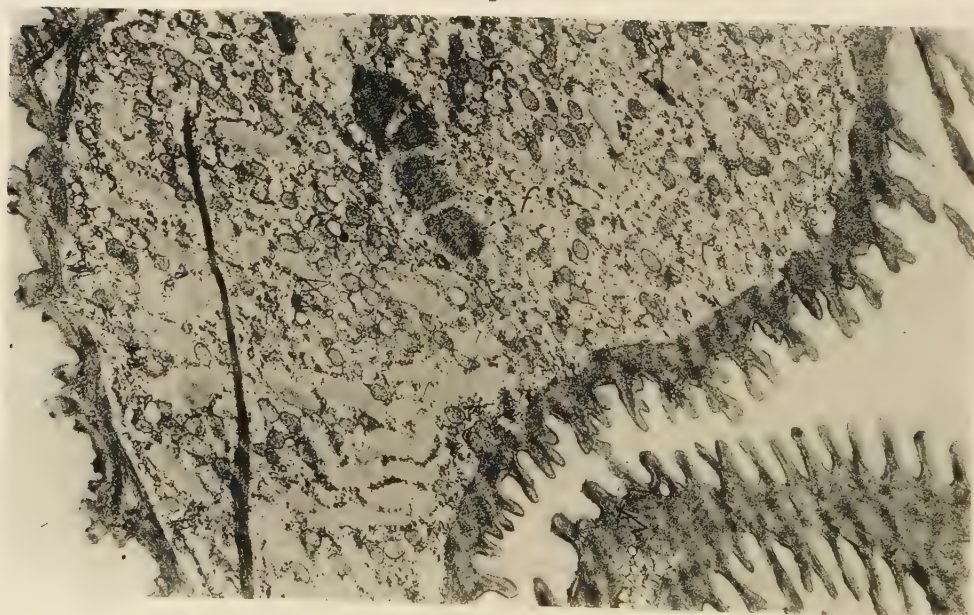


Auct. phot.



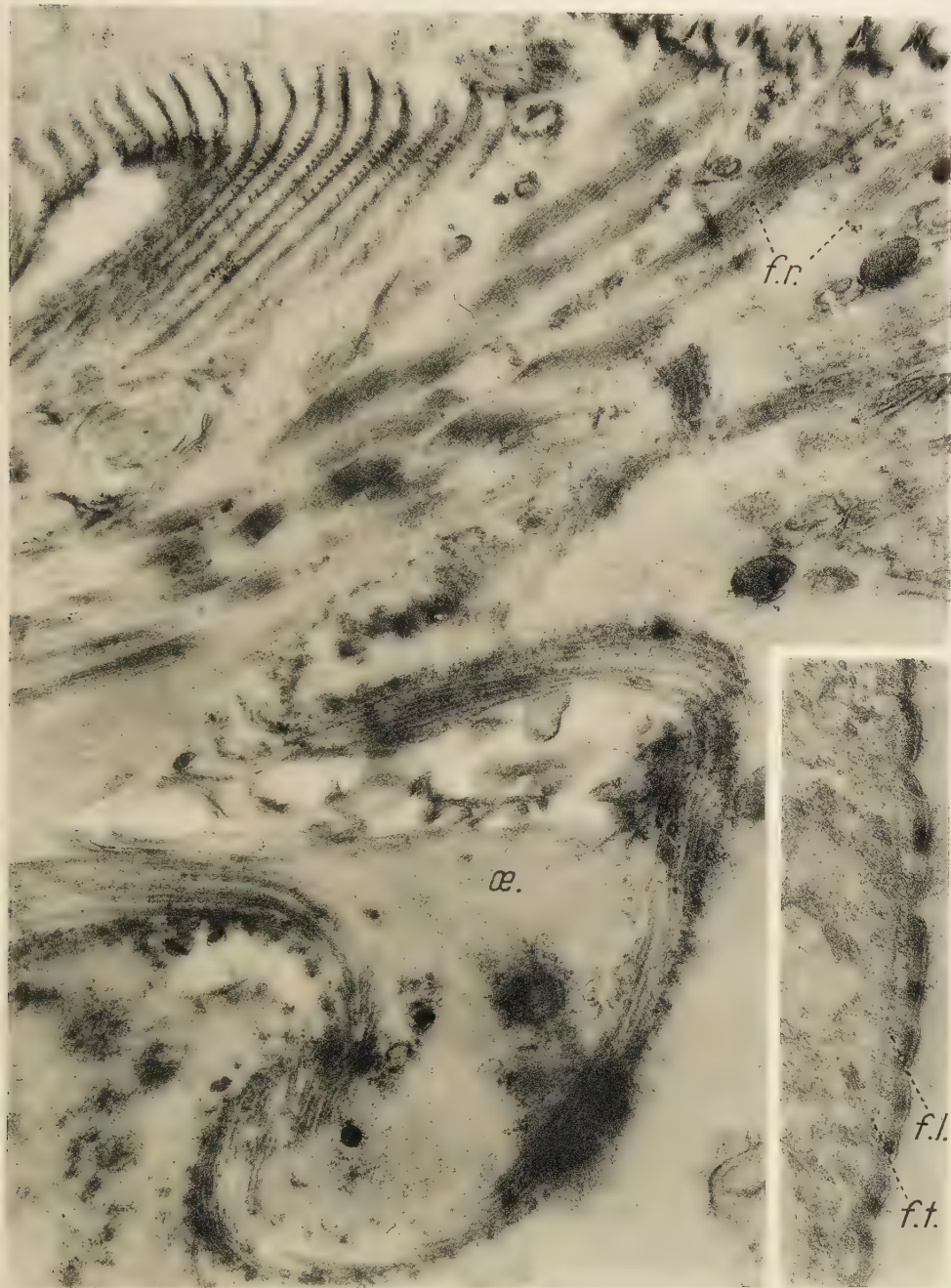


1



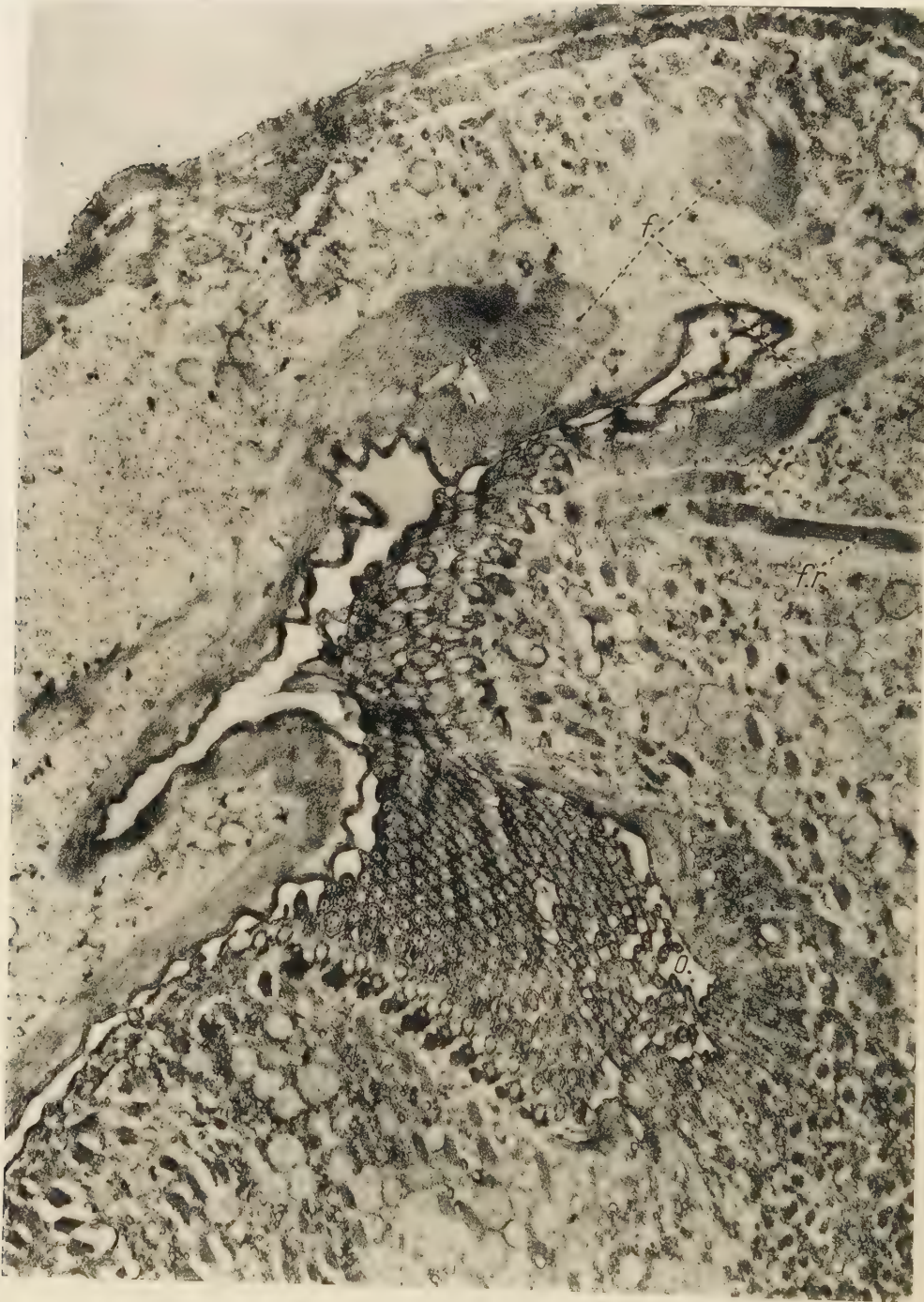
Auct. phot.

2

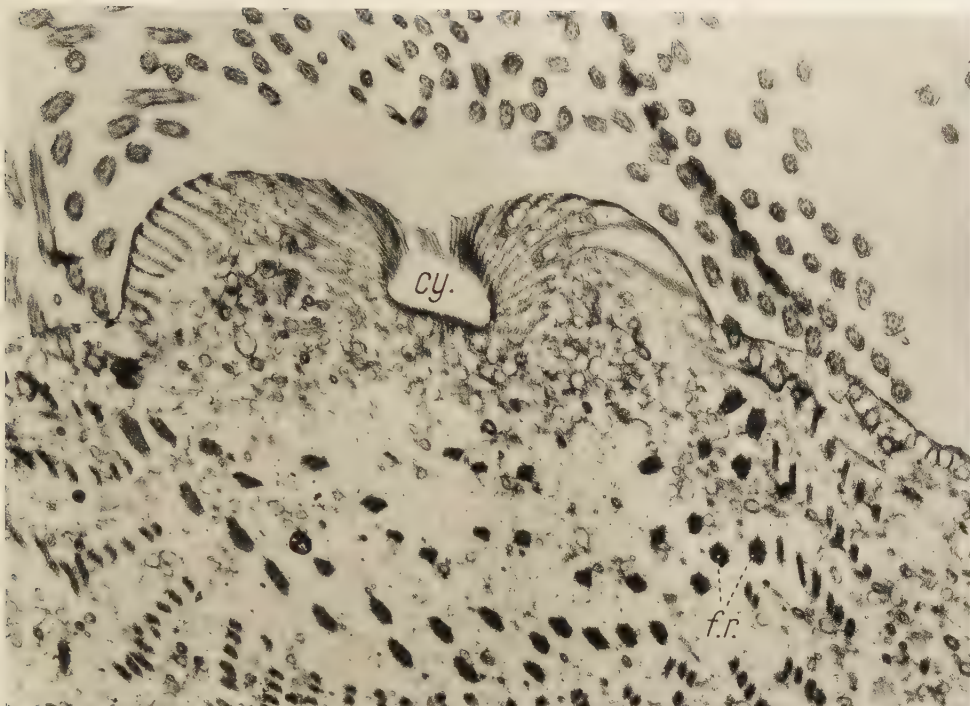


3

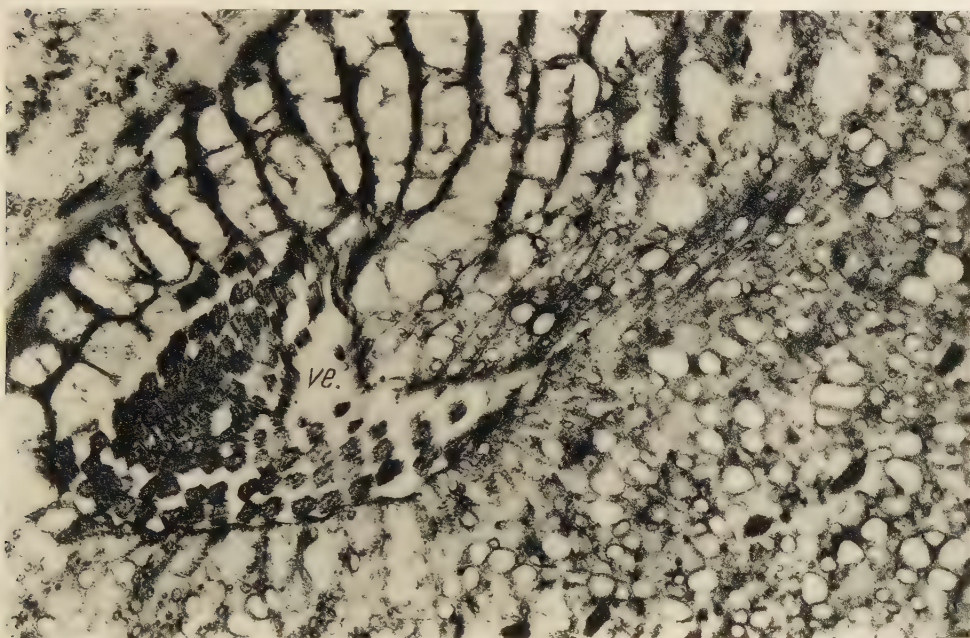
4



Auct. phot.

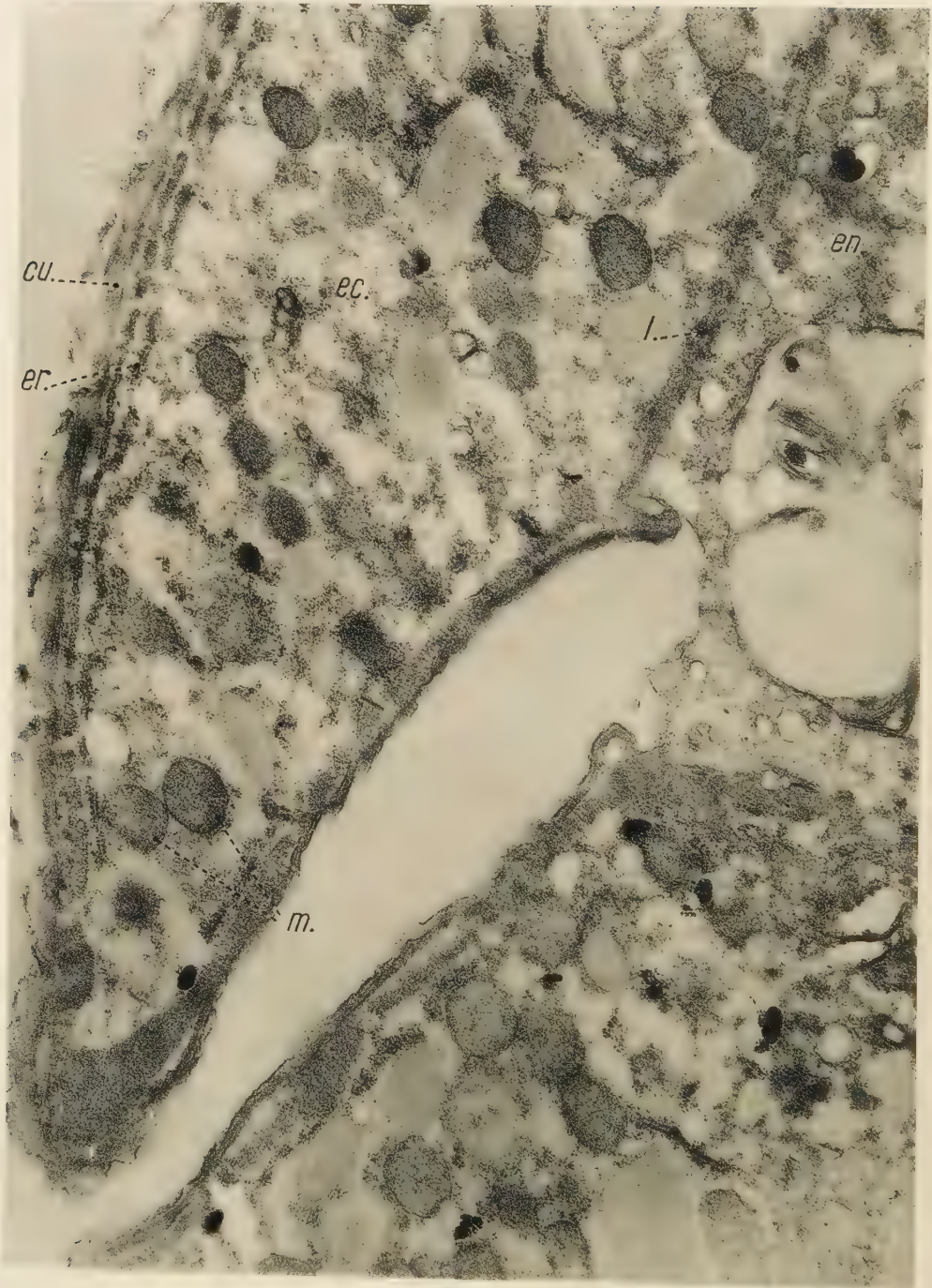


2

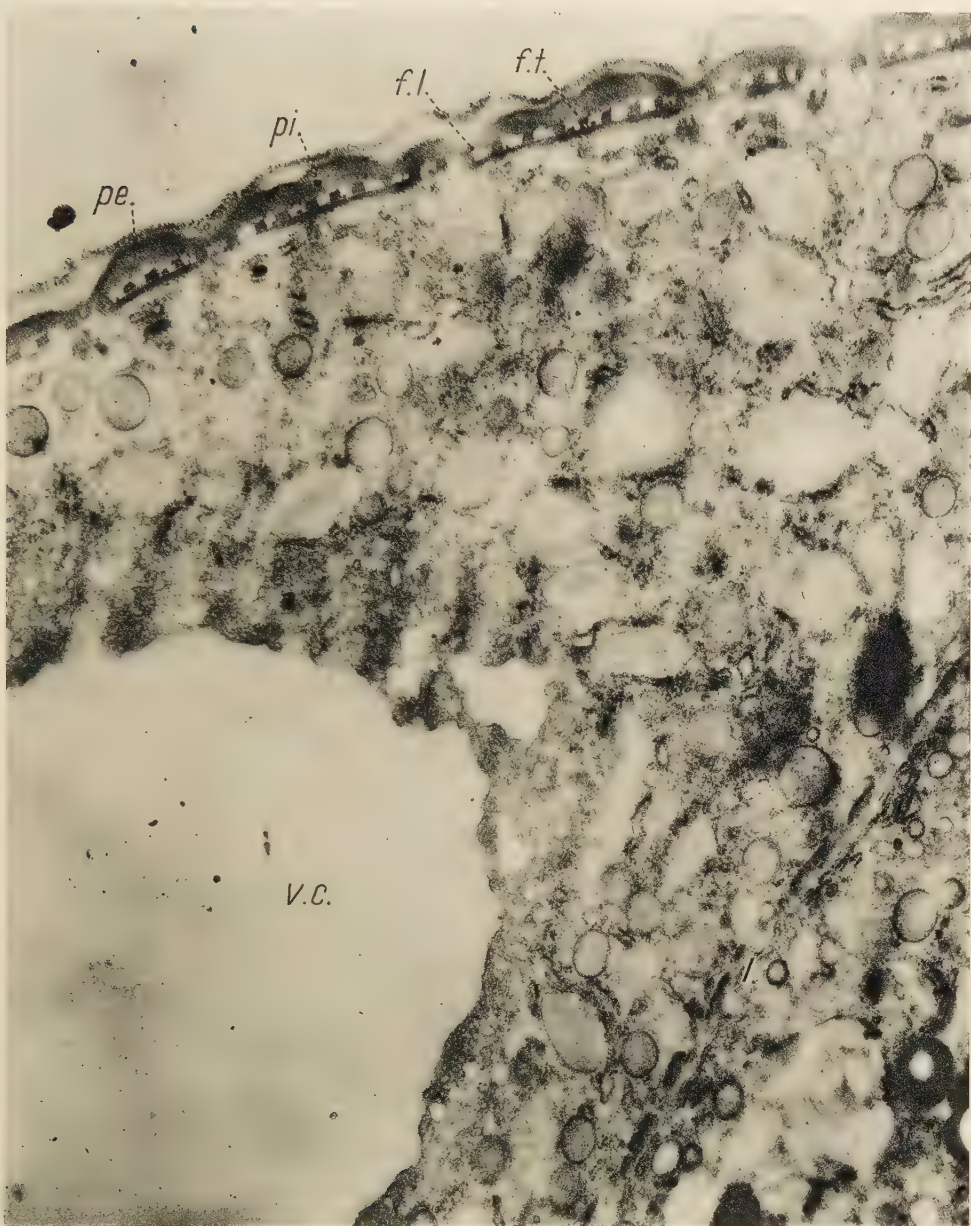


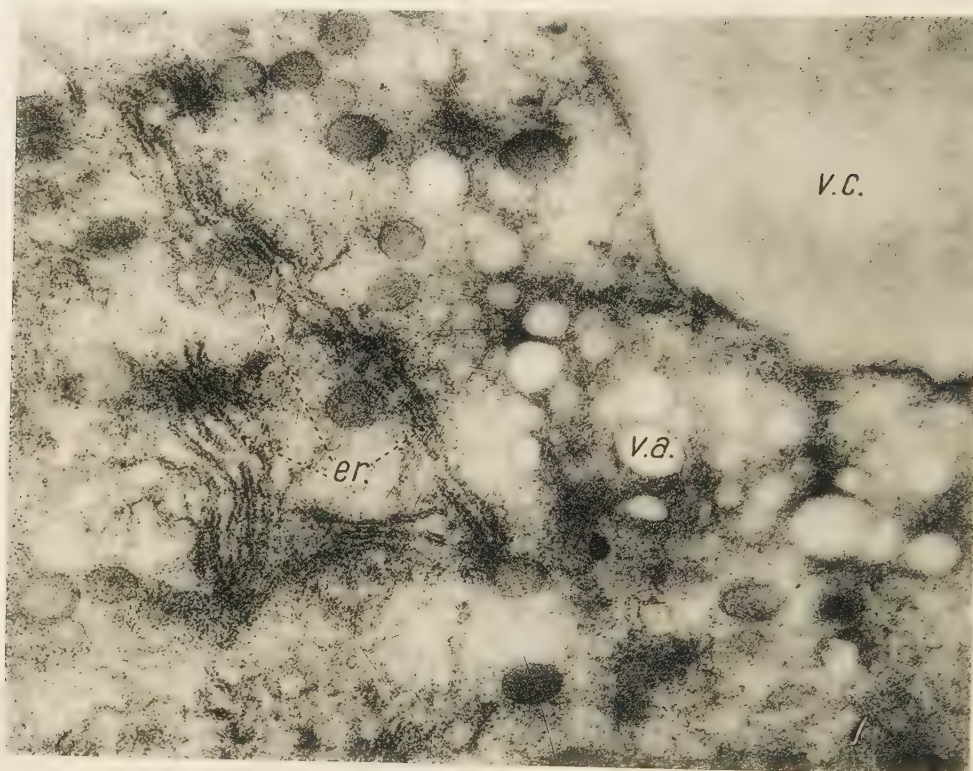
3

Phototypie Brunissen - Paris

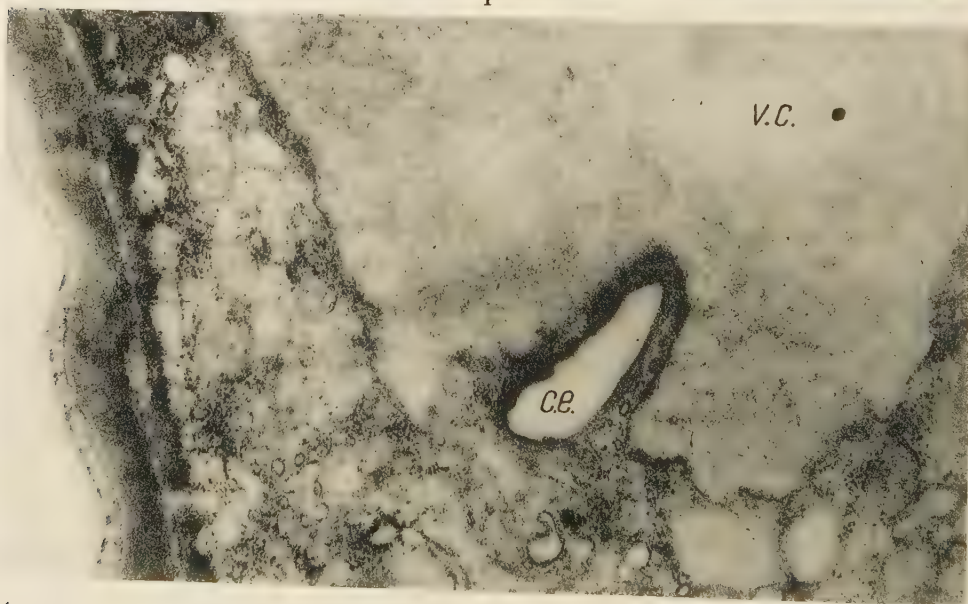


Auct. phot.





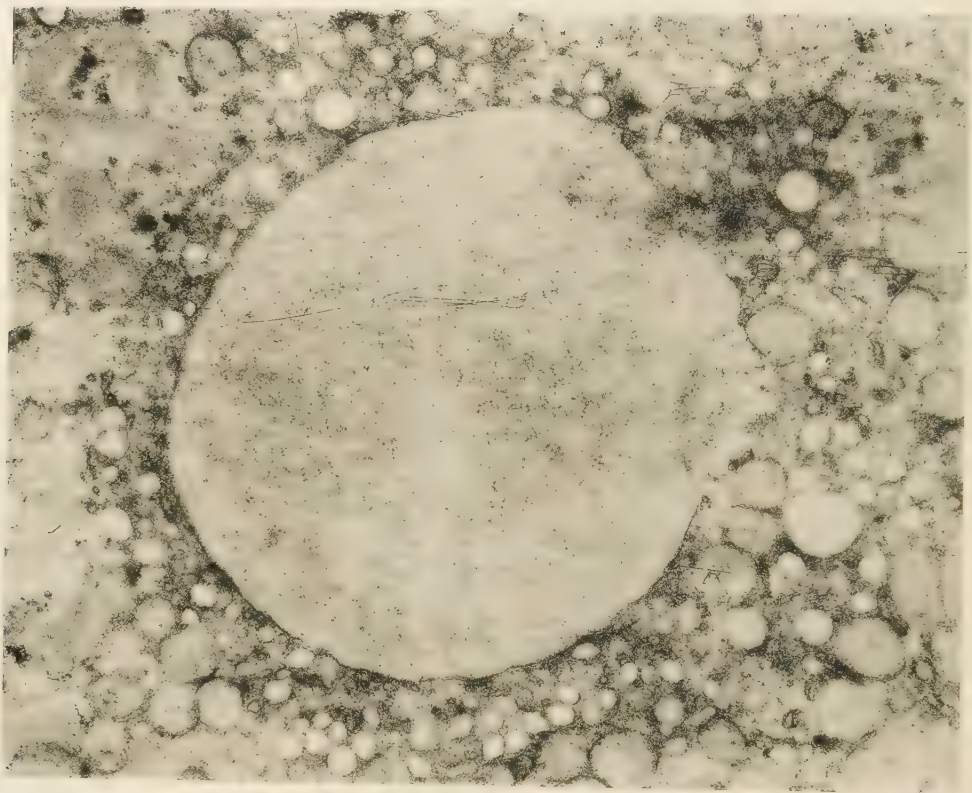
1



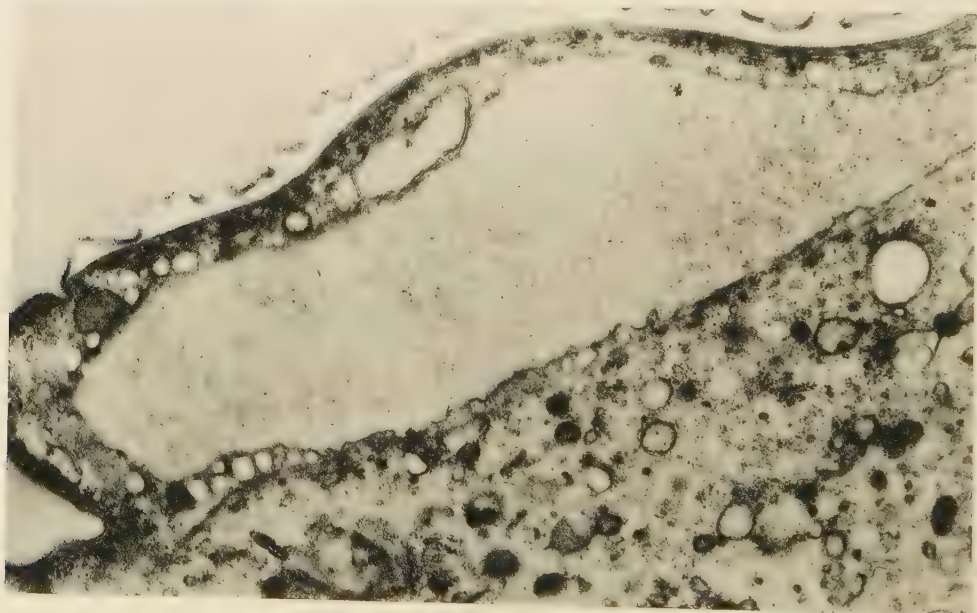
Auct. phot.

2



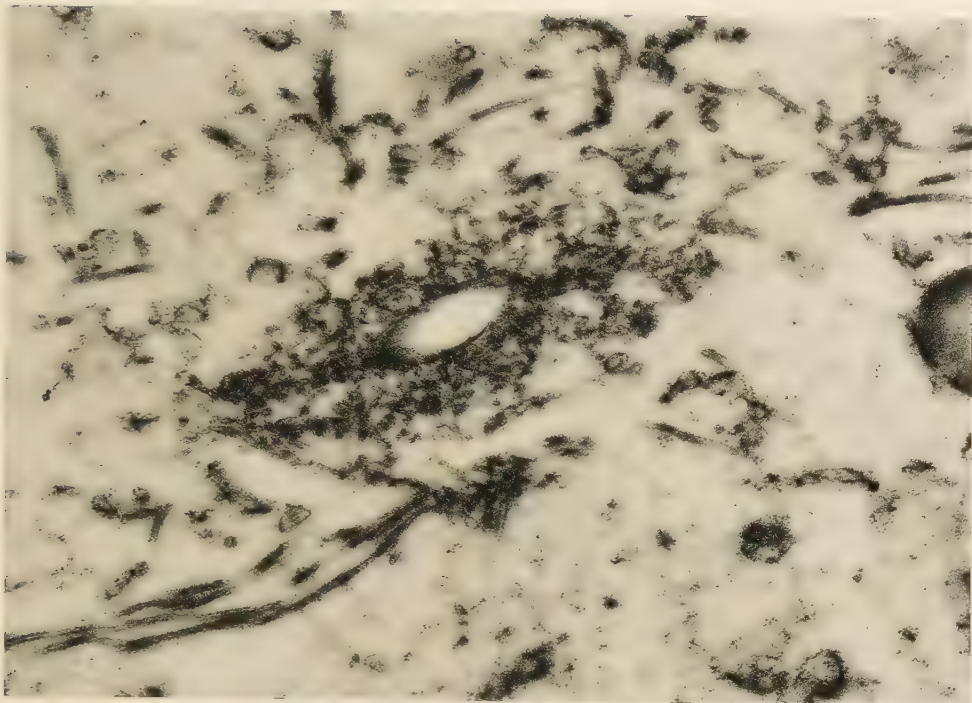


1

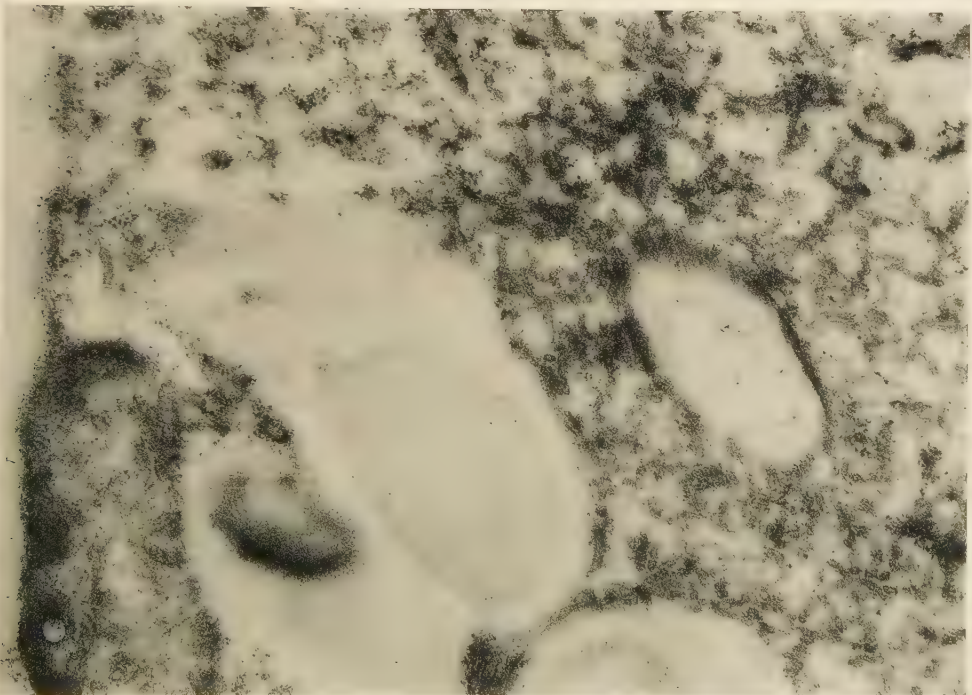


Auct. phot.

2

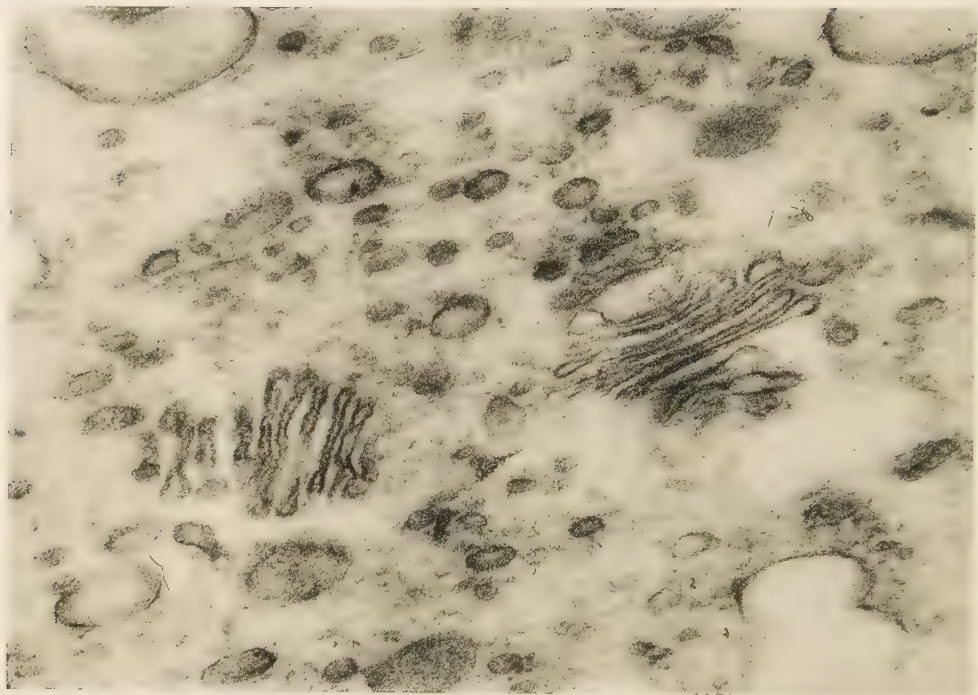


3

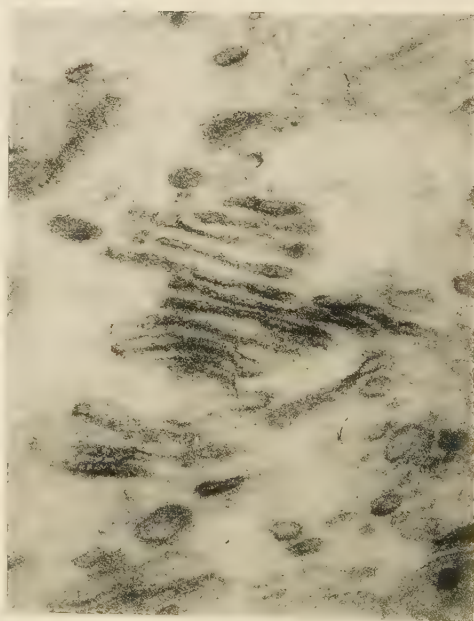
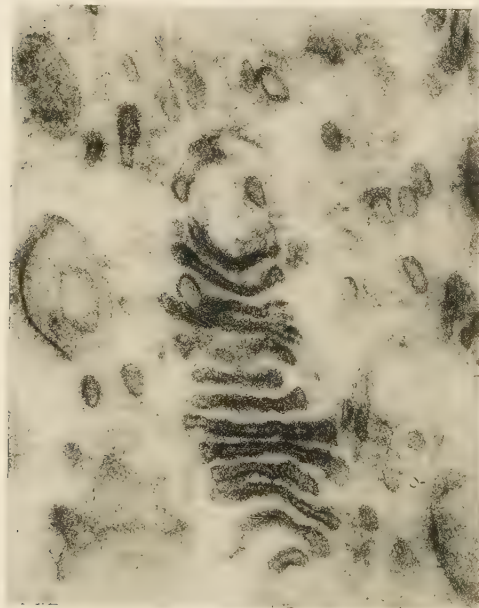


4

Phototypie Brunissen - Paris



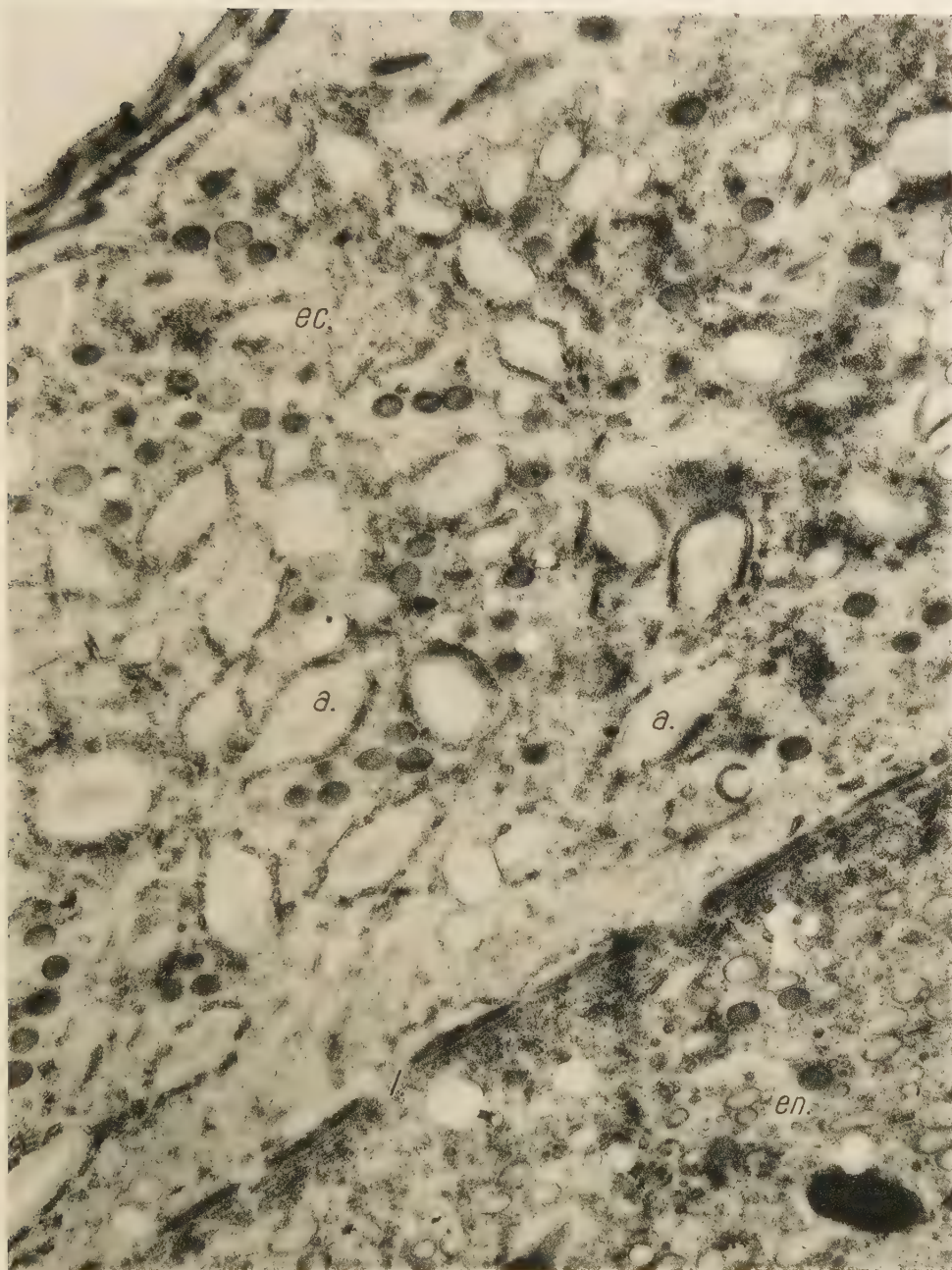
1

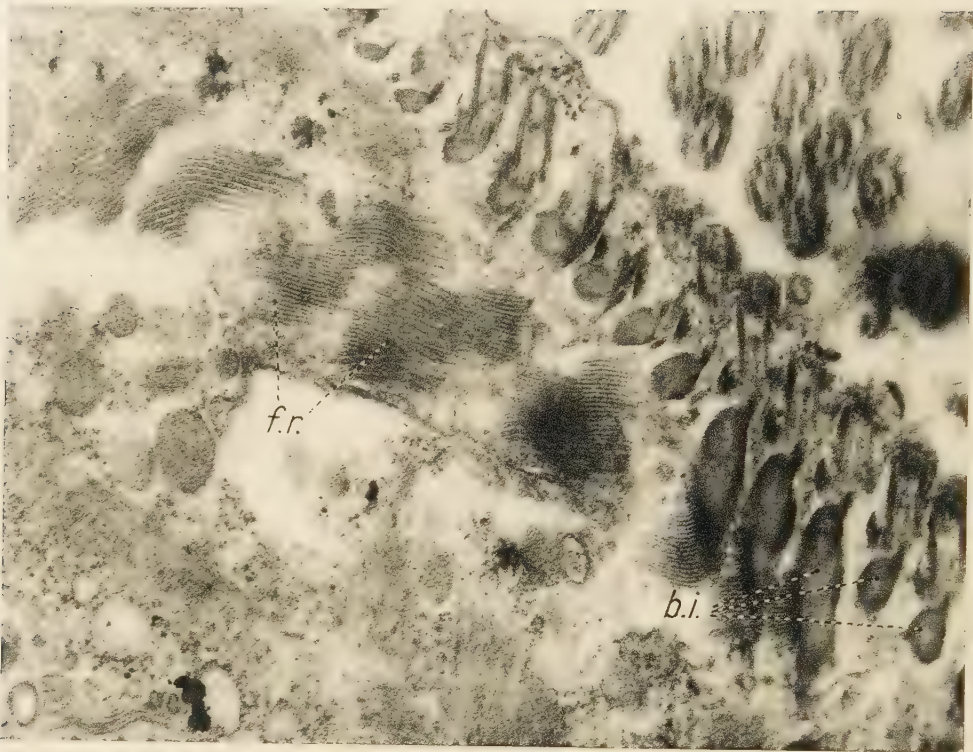


Auct. phot.

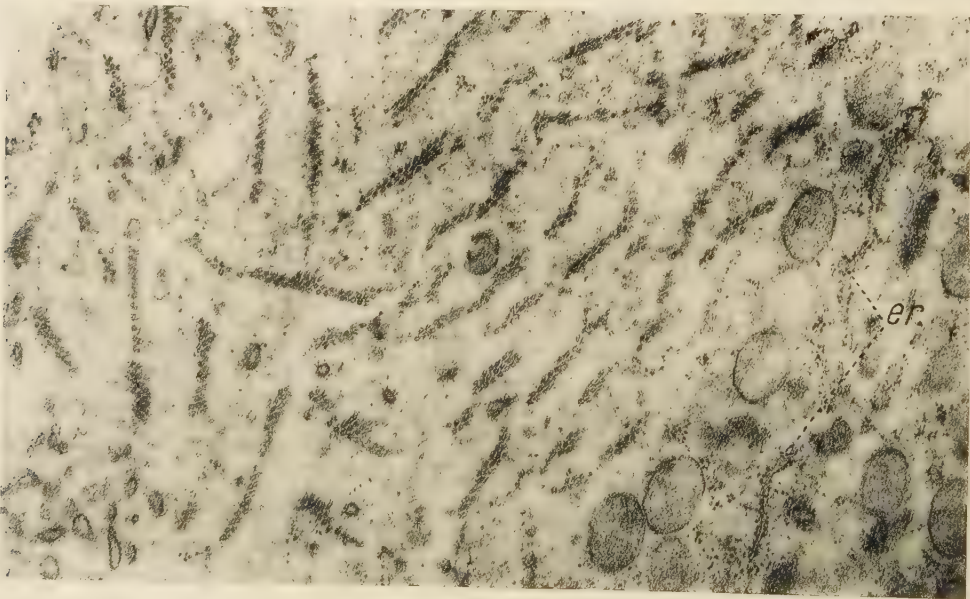
2

3





1

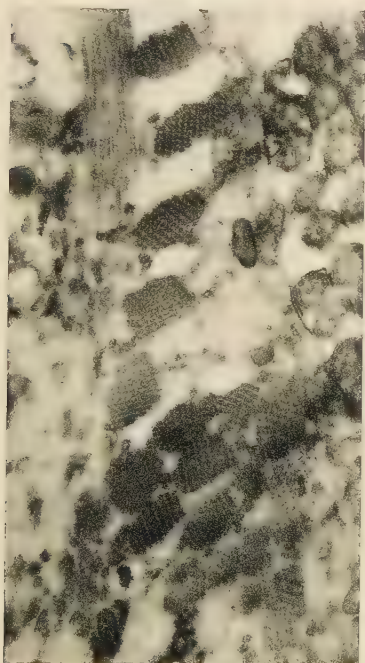


Auct. phot.

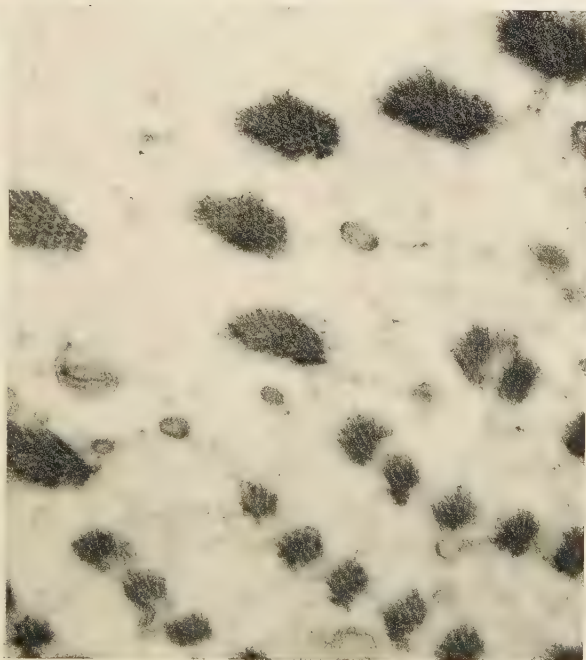
2



3

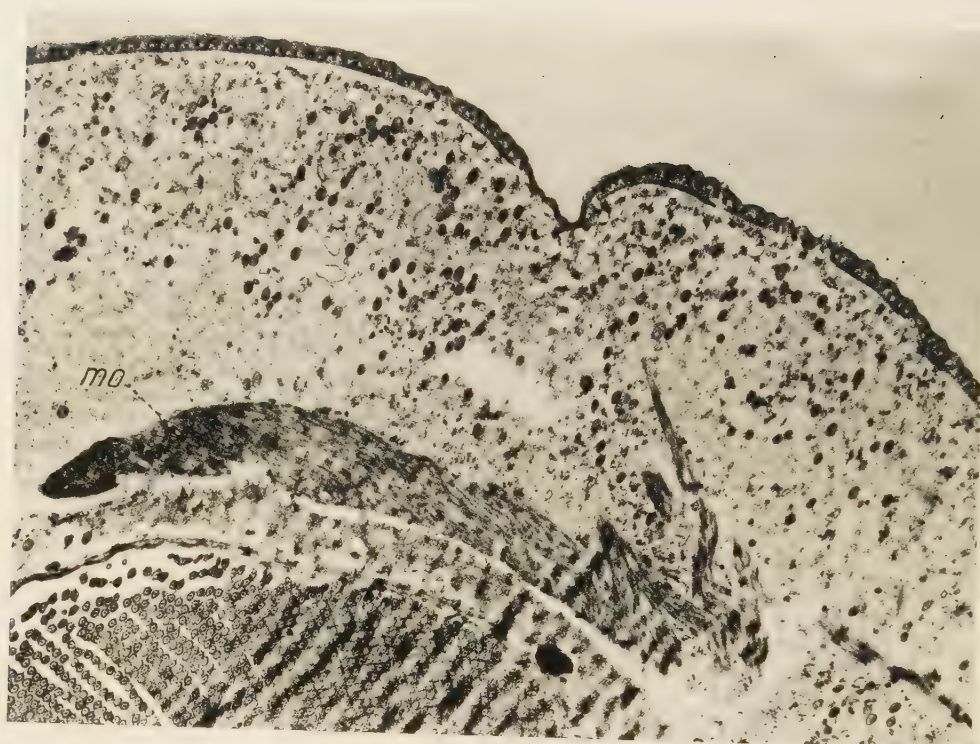


4

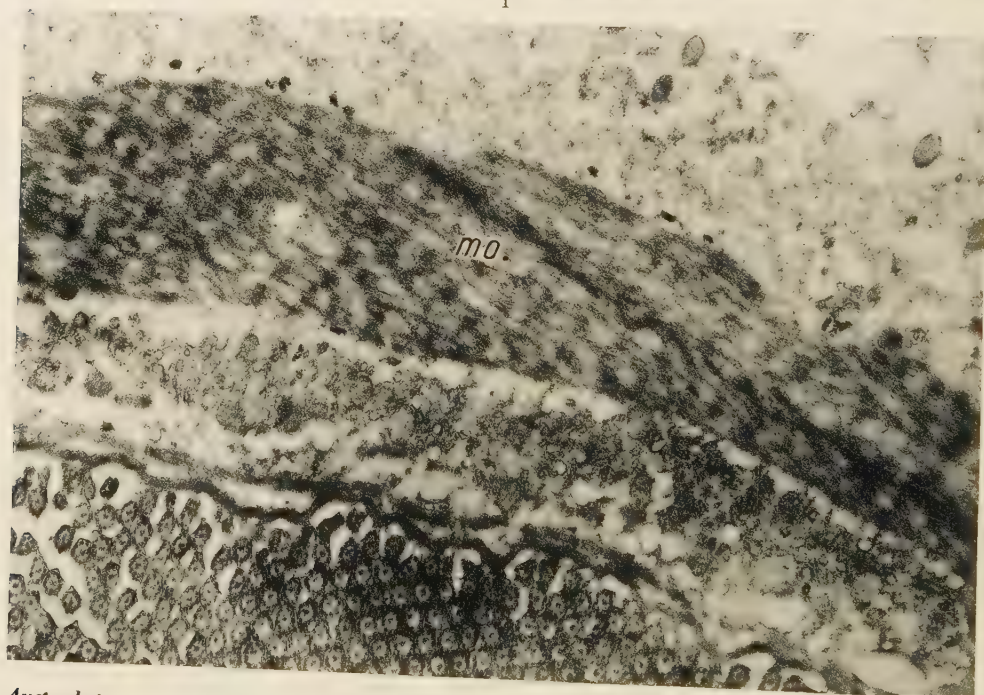


5

Phototypie Brunissen - Paris

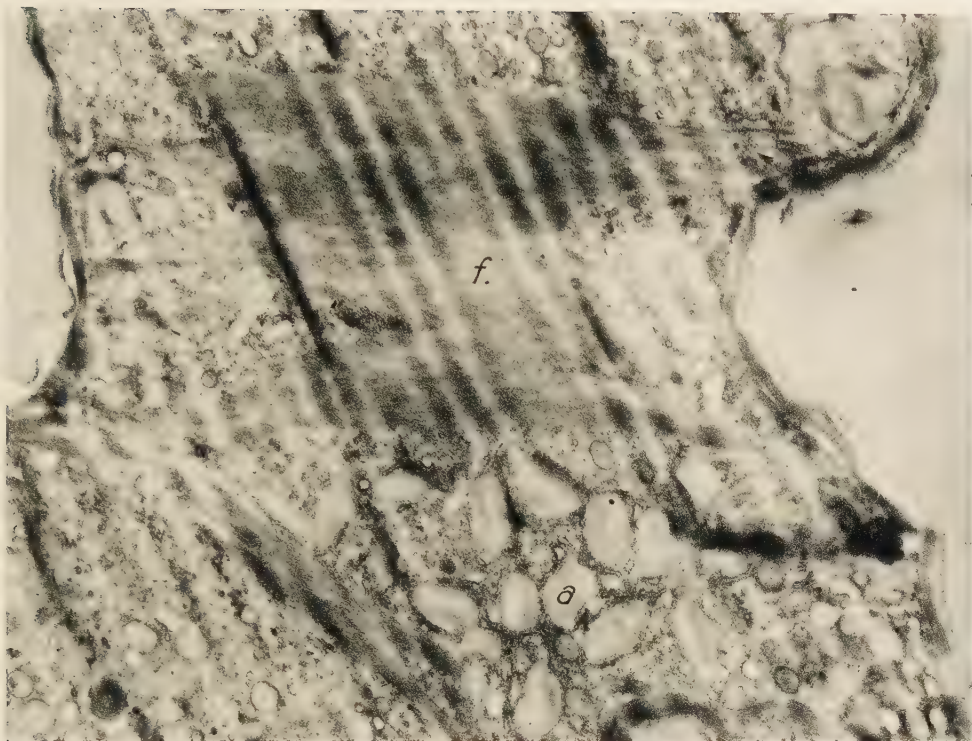


1

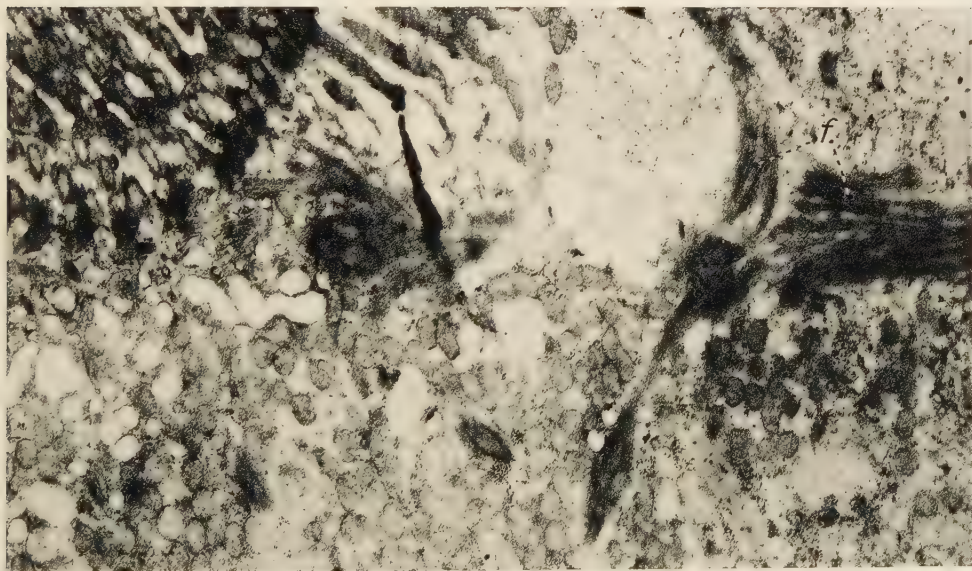


Auct. phot.

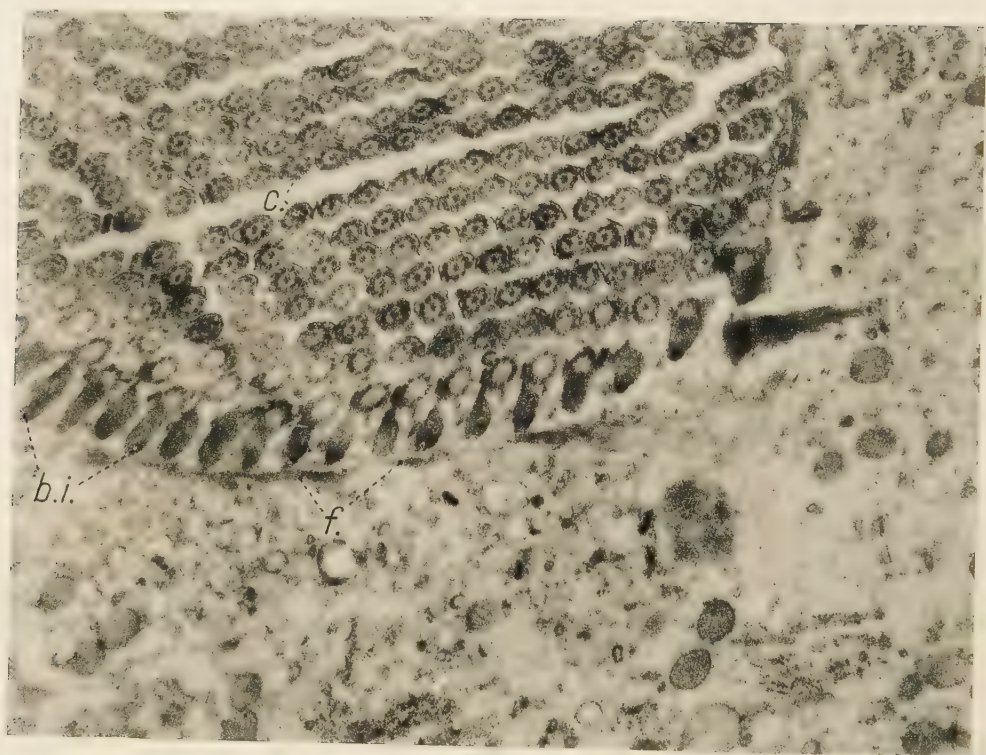
2



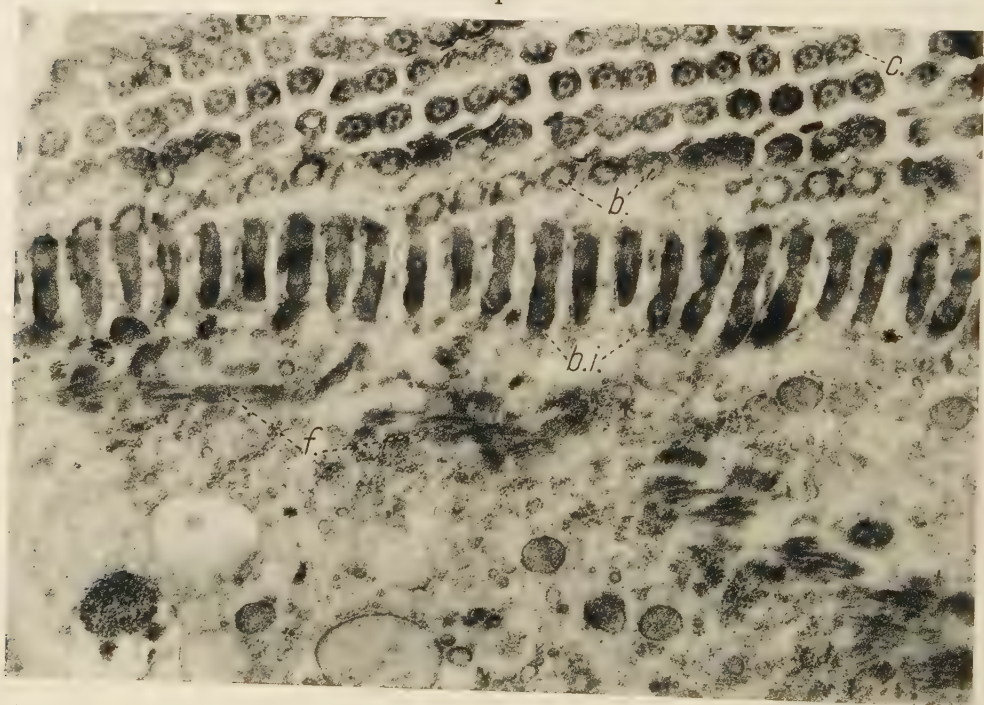
3



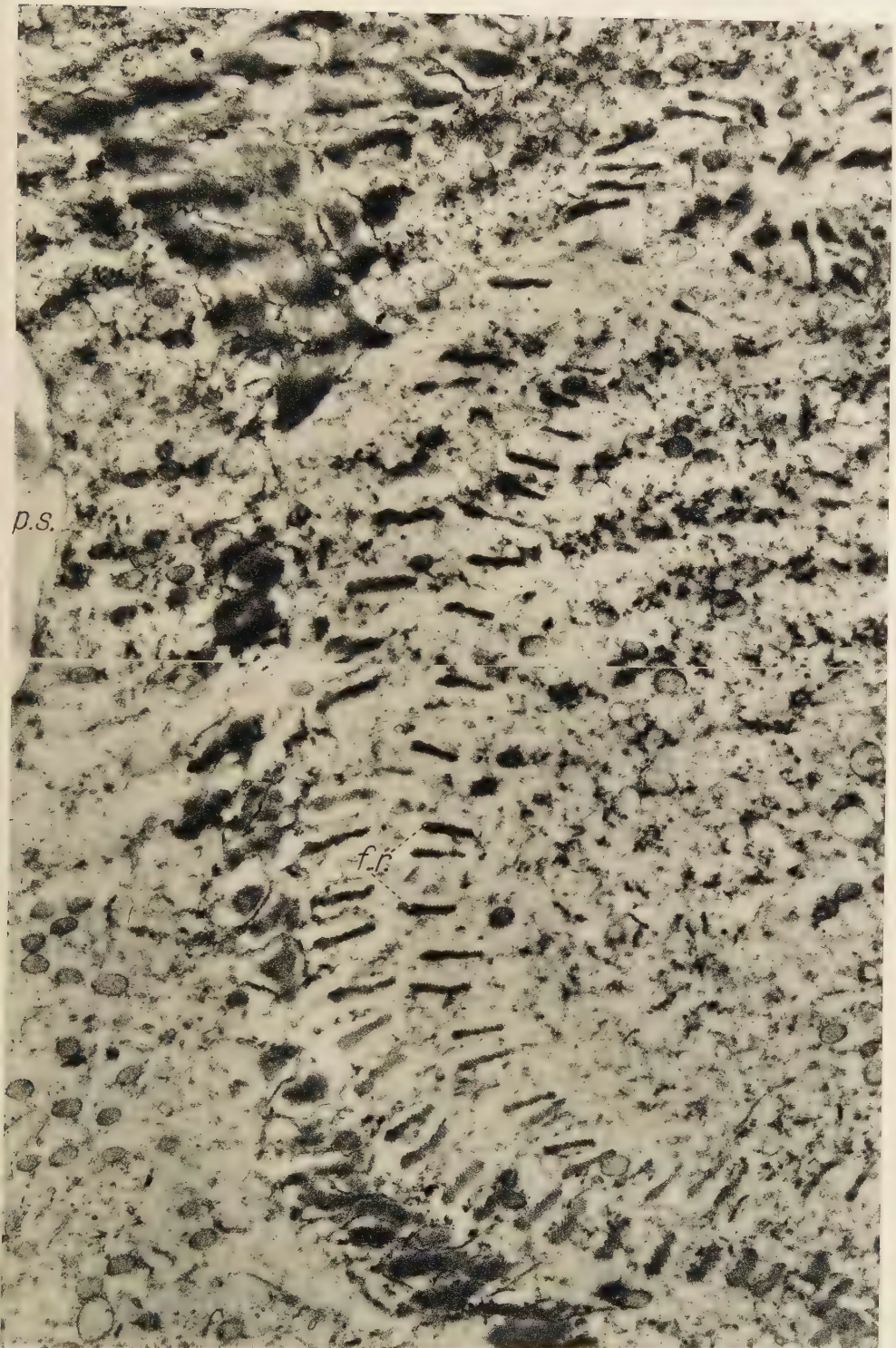
4

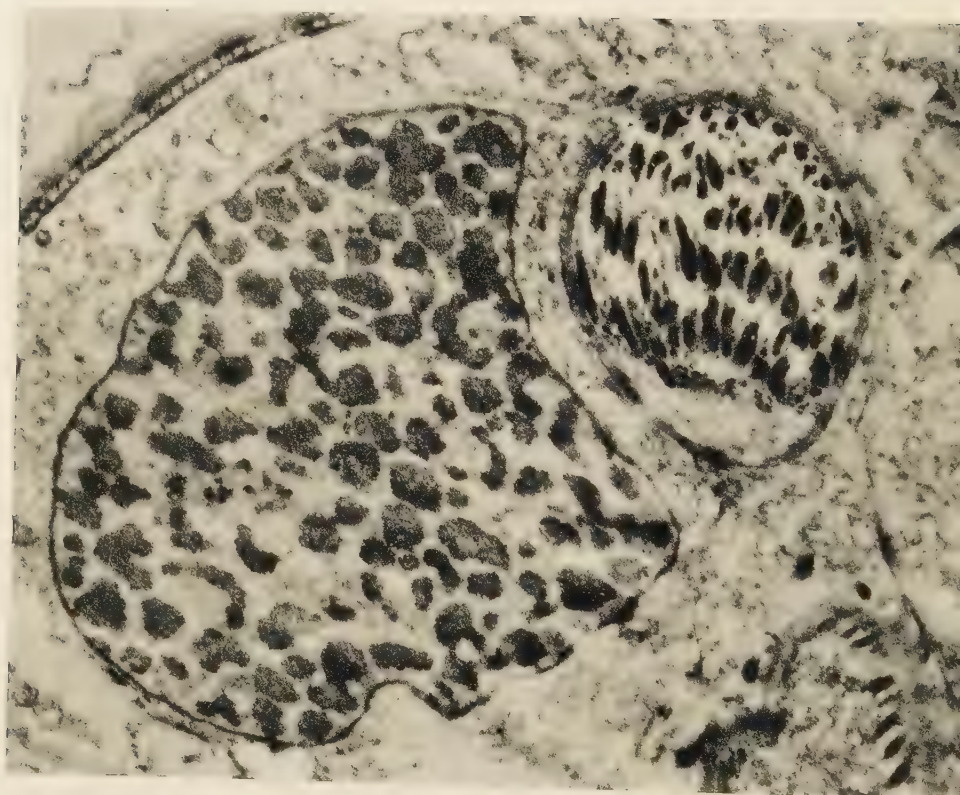


1

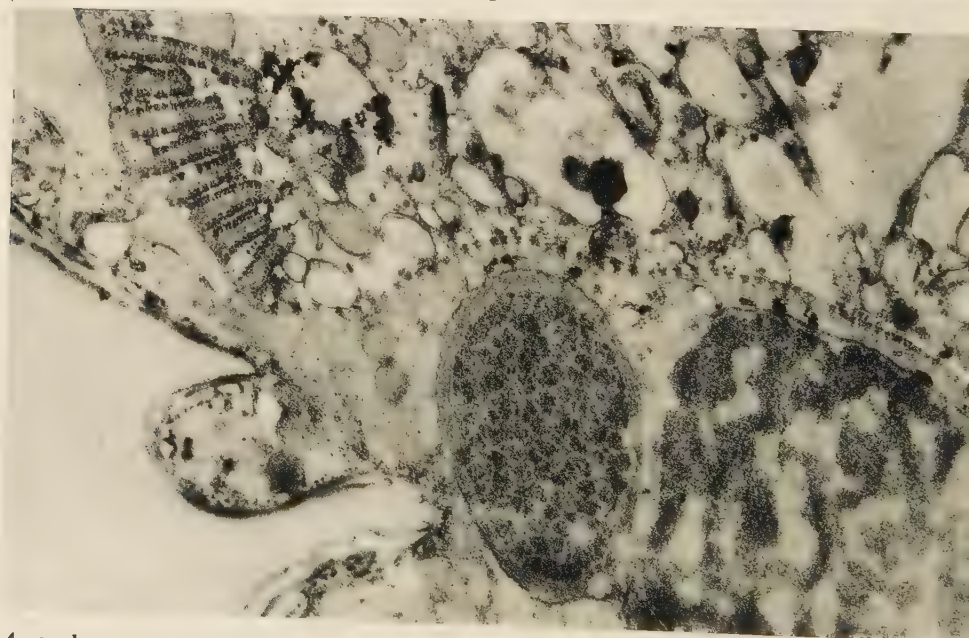


2



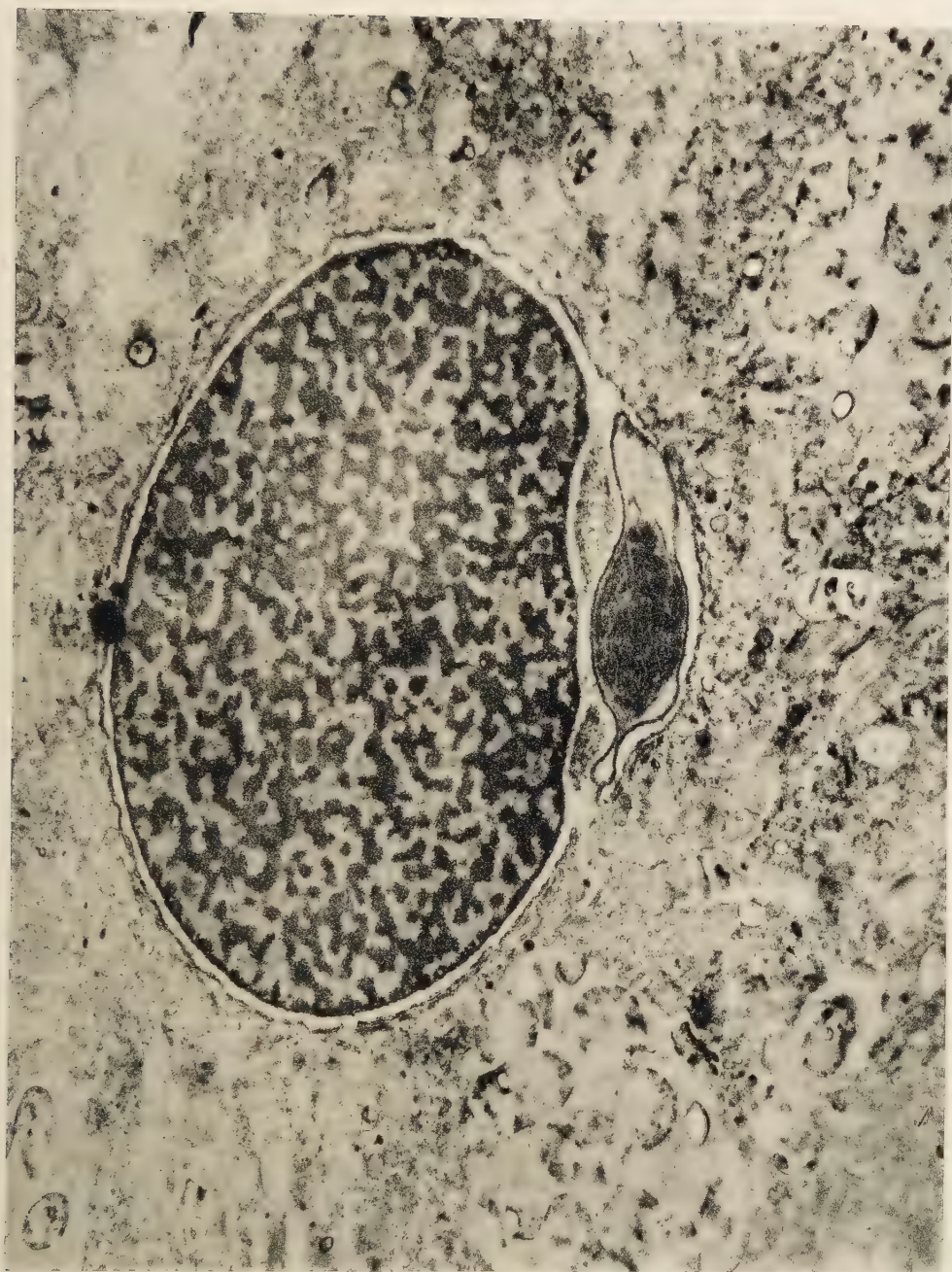


1



Auct. phot.

2



DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

LES FÉCONDATIONS DIFFÉRÉES CHEZ LES ARTHROPODES

Vu et approuvé :

Paris, le 25 février 1960.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. PÉRÈS

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie
de Paris,

Jean SARRAILH

